Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 30 – Fascicule 3
Septembre 1999

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

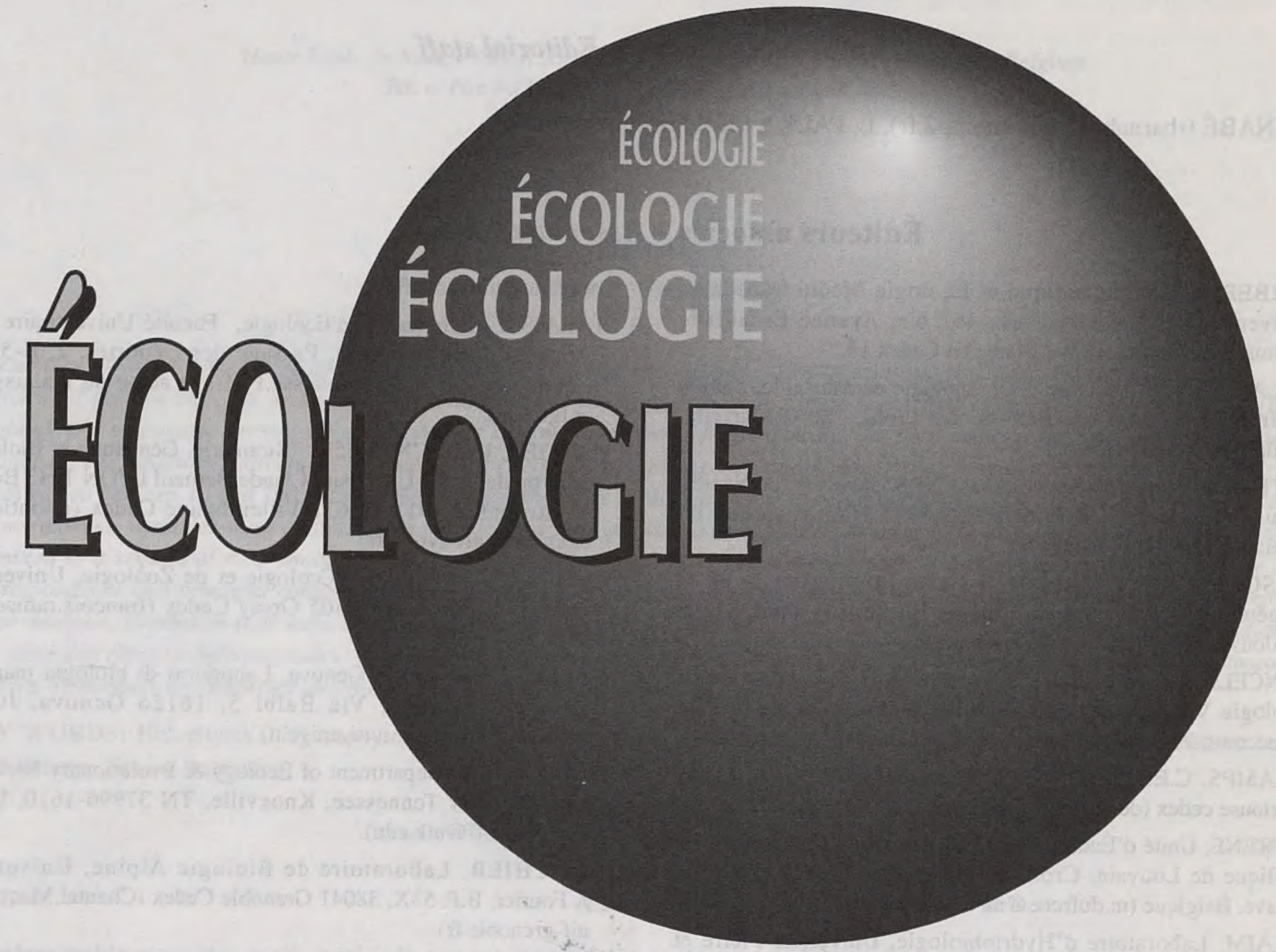
ISSN 1259-5314

- 2 NOV. 2000

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 30 – Fascicule 3
Septembre 1999



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00128260 6

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Http://www.univ-montp2.fr/~sfe-ecologie

COMITÉ ÉDITORIAL – *EDITORIAL BOARD*

Éditeur – *Editor*

P. SILAN, CNRS (UPR 9060), Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète (silan.sfe@univ-montp2.fr).

Comité de Rédaction – *Editorial staff*

R. BARNABÉ (rbarnabe@univ-montp2.fr), L. PALKA (écologie@worldnet.fr).

Éditeurs associés – *Associate Editors*

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille (bellan@com.univ-mrs.fr).

B. BERTHET, Service d'écotoxicologie, CNRS/Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, B.P. 53508, 44035 Nantes Cedex 01 (amiard@sante.univ-nantes.fr)

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex (francois.blasco@cict.fr).

J.P. CANCELA DA FONSECA, Université Paris 7, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau (jorge.cancela@wanadoo.fr).

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex (decamps@o200.cemes.fr).

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique (m.dufrene@mrw.wallonie.be).

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Institut de Recherche et d'Etudes Africaines, Université du Caire, 12613 Giza (Le Caire), Egypte (ghabbour@aucegypt.edu ou sghabbour@yahoo.com)

M. LANGLAIS, Laboratoire de Mathématiques Appliquées de Bordeaux, B.P. 26, U.F.R. M.I.2S. Université Victor Segalen Bordeaux 2, 33076 Bordeaux Cedex France (michel.langlais@mi2s.u-bordeaux2.fr).

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, Passage des Déportés, 2, B-5030 Gembloux, Belgique (malaisse.f@fsagx.ac.be ou malaisse@br.fgov.be).

D. PONTIER, UMR CNRS 5558 "Biométrie, Génétique et Biologie des Populations", Université Claude Bernard LYON 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex (dpontier@biomserv.univ-lyon1.fr)

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex (francois.ramade@ibaic.u-psud.fr).

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie (sibmzool@igecuniv.cisi.unige.it).

D. SIMBERLOFF, Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, TN 37996-1610, USA (dsimberloff@utk.edu).

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex (Chantal.Maquet@ujf-grenoble.fr)

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand (paul.trehen@univ-rennes1.fr).

M. TREMOLIERES, CEREG ULP / CNRS ERS 1747, Laboratoire de Botanique et Ecologie végétale, Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex (tremolieres@geographie.u-strasbg.fr).

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K. (mbu@snh.gov.uk).

Directeur de la publication – *Publication Board Chairman*

Le Président de la Société Française d'Écologie

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 30 (3) 1999 : 139-163

DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION AQUATIQUE ET DU BORD DE L'EAU DANS LE BASSIN HYDROGRAPHIQUE DE LA MOLIGNÉE (CONDROZ, BELGIQUE) PAR L'ANALYSE MULTISCALAIRE DES MOTIFS

Guy BOUXIN

Haute École de Namur Albert Jacquard, rue des Sorbiers 33, B-5101 Erpent, Belgium
Tel. et Fax +3281305457 E-mail : guy.bouxin@skynet.be

SUMMARY
(original scientific paper)

DESCRIPTION OF WATER AND BANK VEGETATION IN THE MOLIGNÉE CATCHMENT (CONDROZ, BELGIUM) USING MULTISCALED PATTERN ANALYSIS.

Multiscaled pattern analysis was used to describe the macrophytic stream and bank vegetation of the Molignée catchment (Condroz, Belgium). The aim was to present the actual state of stream vegetation and environment. The field strategy was established using simulation techniques. The headwater streams were studied with sets of small contiguous and homogeneous longitudinal sections (= relevés), whose length varied between 10 and 100 metres. The main streams were studied with sets of contiguous 500-metre long relevés. Both for vegetation or environment, variables were qualitative or transformed into qualitative ones. Water samples were also analysed. Each relevé table was submitted to a sequential data analysis: pattern analysis, table simplification, creating blocks of contiguous relevés, multivariate analyses (correspondence and principal component analyses, non-metric multidimensional scaling) and cluster analyses. In pattern and correspondence analyses, simulation tests were used and statistical significance could be given to the concept of character-species. Vegetation groupings were described at different scales: of the relevé, of the block, of the headwater stream; they were mapped and related to environmental features. Techniques are discussed and results compared with those obtained with similar or other techniques.

KEY WORDS: Helophytes - Hydrophytes - Macrophytes - Multiscaled pattern analysis - Multivariate analyses - Pattern analysis - Permutations - Stream vegetation.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'analyse multiscalaire des motifs a été utilisée pour décrire la végétation macrophytique dans le bassin hydrographique de la Molignée (Condroz, Belgique). Le but était de présenter l'état actuel de la végétation du ruisseau et de son environnement. La technique de terrain a été établie à partir de simulations sur ordinateur. Les têtes de ruisseau ont été étudiées au moyen d'ensembles de petits relevés homogènes, d'une longueur variant entre 10 et 100 mètres de long. Les principaux ruisseaux ont été étudiés avec des ensembles de relevés contigus de 500 mètres de long. Aussi bien pour la végétation que pour l'environnement, les variables étaient qualitatives ou transformées en qualitatives. Des échantillons d'eau ont été analysés. Chaque tableau de relevés a été soumis à une analyse séquentielle des données : analyse de la dispersion monospécifique, simplification des tableaux, création de blocs de relevés contigus, analyses multivariées (analyse des correspondances ou CA et sa variante appelée "detrended correspondence analysis ou DCA", analyse en composantes principales, analyse non métrique multidimentionnelle ou NMDS), classifications. Des tests par simulations ont été associés à l'analyse de la dispersion monospécifique et à l'analyse des correspondances, ce qui conduisit à donner une signification statistique au concept d'espèce caractéristique. Les groupements végétaux ont été décrits à différentes échelles : échelle du petit relevé, du bloc, de la tête de ruisseau ; ils ont été cartographiés et mis en relation avec les caractéristiques de l'environnement. Les techniques sont discutées et les résultats comparés avec ceux obtenus avec des techniques semblables ou différentes.

MOTS CLÉS : Hélophytes - Hydrophytes - Macrophytes - Analyse multiscalaire des motifs - Analyses multivariées - Analyse de la dispersion - Permutations - Végétation des ruisseaux.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

INTRODUCTION

Beaucoup d'études sur la végétation des ruisseaux portent sur les macrophytes, c'est-à-dire les plantes de taille relativement grande et plus ou moins inféodées au milieu aquatique (Spermatophytes, Ptéridophytes, Bryophytes, Charophytes, algues filamenteuses). Les travaux récents montrent deux directions : d'une part, l'établissement d'indices macrophytiques en vue d'estimer la qualité des cours d'eau ou l'influence humaine (HASLAM & WOLSELEY, 1981 ; HAURY & MULLER, 1991 ; DANIEL & HAURY, 1996 ; HAURY *et al.*, 1996), d'autre part, l'utilisation de macrophytes et de communautés macrophytiques comme bioindicateurs (KOHLER, 1975 & 1978 ; MERRY *et al.*, 1981 ; HASLAM, 1987, CARBIENER & ORTSCHEIT, 1987 ; NILSSON, 1987 ; HERR *et al.*, 1989a & b ; KOHLER *et al.*, 1989 ; CARBIENER *et al.*, 1990 ; TRÉMOLIERES *et al.*, 1993 et 1994 ; HENRI *et al.* 1994 ; GRASMUCK *et al.*, 1995 ; ROBACH *et al.*, 1991 & 1996 ; SCHNITZLER *et al.*, 1996 ; THOEN *et al.*, 1996). Le présent travail se range dans la seconde catégorie tout en consacrant une partie importante aux problèmes méthodologiques liés à la définition des groupements végétaux. Notre approche est essentiellement statistique ; en effet, l'outil statistique est particulièrement recommandé quand on aborde les sciences de la vie (SCHWARTZ, 1994) et nous paraît donc bien adapté aux données de végétation qui présentent une caractéristique essentielle : la très grande variabilité. Nous présentons un nouvel exemple d'étude de la végétation macrophytique de ruisseaux au moyen de l'analyse multiscalaire, qui consiste à décrire des groupements végétaux à des échelles d'observation différentes (obtenues en groupant des relevés contigus en blocs de taille croissante), sans qu'il y ait de relation hiérarchique entre les groupements ; cette analyse fut appliquée par BOUXIN (1987b, 1991b, 1994b), BOUXIN & LE BOULENGÉ (1983) et VER HOEF & GLENN-LEWIN (1989).

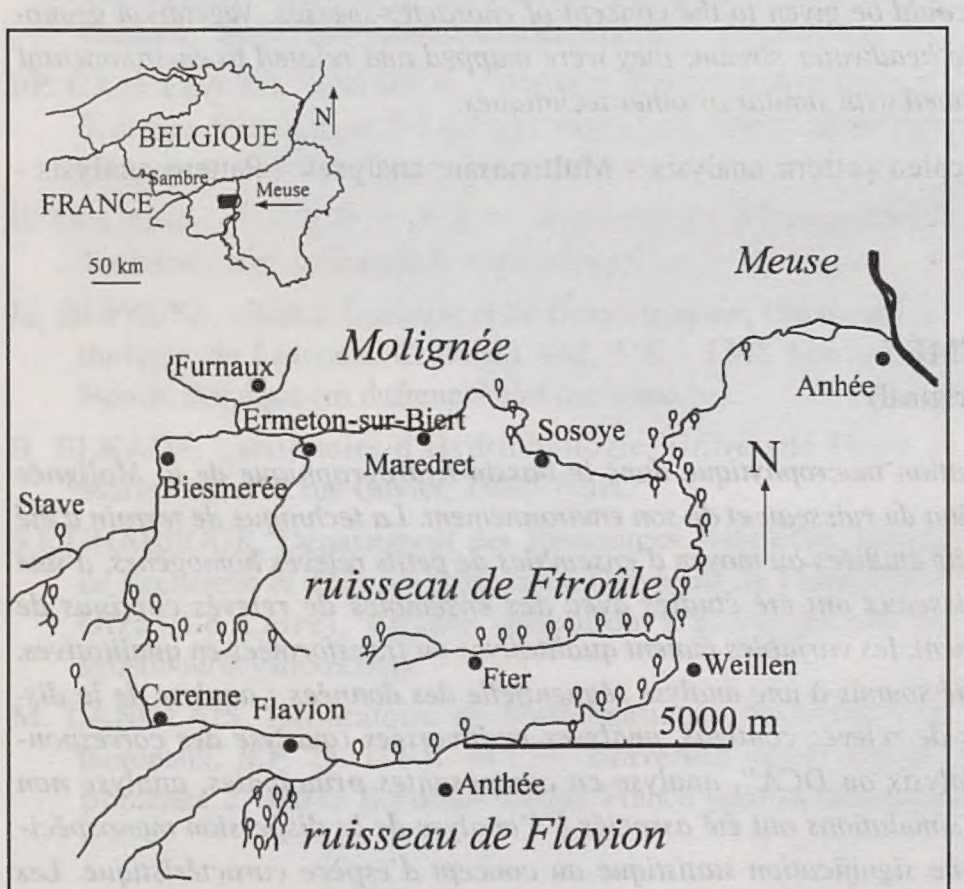


FIG. 1.– Situation du bassin hydrographique de la Molignée. Principaux ruisseaux, villages et sites boisés.

Location of the Molignée catchment. Main streams, villages and well wooded sites.

Nous continuerons à appeler "groupements" (groupings en Anglais) les unités de végétation décrites et caractérisées par un ensemble d'espèces caractéristiques. Le terme "groupement" est utilisé dans l'acception d'OZENDA (1982), le terme "association végétale" étant employé pour désigner un groupement de rang déterminé dans le système de Zurich-Montpellier. Le terme "groupement" a d'ailleurs été utilisé par MULLER (1990) pour décrire des végétations de cours d'eau. Notre étude ne porte que sur le lit mineur (le lit mineur est le sillon au fond duquel se maintient l'écoulement principal d'un cours d'eau en période de basses eaux). La végétation du lit majeur n'est pas considérée (le lit majeur est la partie des terres adjacentes au chenal d'un cours d'eau et inondées en temps de crue) car elle est n'est plus, en très grande partie, que le reflet de l'occupation humaine. Le lit mineur comprend deux parties : la berge (milieu de transition) occupée par des espèces hygrophiles ainsi que par des espèces moins exigeantes en eau provenant du lit majeur et le milieu aquatique occupé par des hydrophytes et des formes d'eau de quelques espèces d'hélophytes ; le pied de berge ou marge du ruisseau est la zone soumise à l'action quasi permanente du courant et qui est située sous le niveau moyen des eaux (VERNIERS, 1995) ; c'est le domaine des hélophytes. Le lit mineur est ici considéré comme un tout ; en effet, s'il est facile d'isoler et de localiser quelques espèces exclusivement aquatiques, beaucoup d'autres sont amphibies. Certaines présentent d'ailleurs des formes dressées, occupant le pied de la berge (hélophytes) et des formes d'eau à la physionomie bien différente (comme pour *Sparganium emersum* ou *Veronica anagallis-aquatica*). Il y a donc un continuum entre l'eau et la berge ; il nous paraissait donc inadéquat de séparer, *a priori*, les milieux aquatiques et ceux de berge qui sont de toute manière recouverts d'eau lors des crues.

Un relevé est ici un tronçon du lit mineur du ruisseau dans lequel on décrit la végétation des hydrophytes, des hélophytes et des espèces hygrophiles ainsi que l'environnement. La longueur du relevé est très variable.

Notre étude couvre le bassin hydrographique de la Molignée (FIG. 1) qui occupe une aire de 138 km^2. Il est situé au sud du sillon Sambre et Meuse dans une région naturelle appelée Condroz, caractérisée par l'alternance de bandes parallèles reposant en alternance, les unes sur des psammites, schistes et grès du Dévonien supérieur formant des bombements et les autres sur des calcaires primaires formant des dépressions. Les cours d'eau sont la Molignée

Source : MNHN

(25 kilomètres de long) et ses principaux affluents, les ruisseaux de Flavion (18 kilomètres de long) et de Ftroûle (6 kilomètres de long) ; ils coulent à travers des bois, des pâtures, des cultures diverses (céréales, maïs, pois, betteraves) et quelques villages. Le débit moyen, calculé sur la période allant de 1969 à 1995, est de 1,405 m^3/s près de l'embouchure avec la Meuse (Dautrebande *et al.*, 2000). Le débit *maximum maximorum* fut de 24,247 m^3/s en 1980 et le débit *minimum minimorum* fut de 0,325 m^3/s en 1976. L'eau est alcaline et la concentration en hydrogénocarbonates fluctue autour de 390 mg/l, sauf à proximité des sources situées sur les flancs des crêtes psammitiques, où l'eau est beaucoup moins minéralisée.

Dans nos études précédentes, nous avons décrit la végétation de la manière suivante : dans l'étude du bassin versant du Bocq (Bouxin, 1991b), nous avons procédé à du sous-échantillonnage : le cours principal fut divisé en tronçons longs d'un kilomètre et dans chaque kilomètre, trois relevés, de 100 mètres de long en moyenne, furent choisis dans des conditions aussi différentes que possible, de façon à traduire au mieux la variabilité de la végétation. Dans le tableau de relevés, les colonnes correspondent alors aux tronçons d'un kilomètre. Toutes ces données proviennent de relevés homogènes, les critères d'homogénéité étant ceux de Gounot (1969), à savoir :

- l'uniformité des conditions écologiques apparentes,
- la dominance d'une ou plusieurs espèces,
- l'apparition régulière de combinaisons définies d'espèces dans des conditions écologiques semblables.

Gounot (1969) ajoute en plus que l'aire minimale n'est pas un critère adéquat pour définir un relevé homogène. Adaptés aux ruisselets et aux ruisseaux, les critères sont le plus souvent la constance ou l'uniformité des critères écologiques suivants :

- la vitesse du courant ou pente générale,
- la nature et le degré de perturbation des formations boisées traversées,
- le caractère encaissé du lit mineur,
- la nature du fond et des berges,
- ainsi que la physionomie de la végétation et une dispersion relativement uniforme des espèces aquatiques et amphibies les plus abondantes.

En suivant ces critères, nous avons donc décrit la végétation macrophytique dans des relevés de petite taille, de longueur inférieure à 100 mètres pour les ruisselets (Bouxin, 1987b) et de 100 mètres en moyenne pour les ruisseaux (Bouxin, 1991b). Dans chaque relevé, on établissait, parmi les espèces colonisant le lit mineur, la liste des hydrophytes, des hélophytes et des espèces nettement hygrophiles herbacées et ligneuses vivant sur la berge. Seuls les Phanérogames, les Ptéridophytes nettement hygrophiles et une espèce de Bryophyte de grande taille (*Fontinalis antipyretica*) ont été enregistrés. Pour chaque espèce, on indiquait soit la présence, soit l'abondance (coefficient d'abondance-dominance compris entre 1 et 5). On indiquait également si l'espèce vivait dans le milieu aquatique, la marge, la grève ou la berge du ruisseau, beaucoup d'espèces occupant d'ailleurs deux ou trois milieux. Plusieurs ruisseaux et de nombreux ruisselets ont été décrits de manière exhaustive (tous les relevés sont contigus).

Le traitement statistique des tableaux de relevés qui fut décrit précédemment de manière détaillée (Bouxin, 1986 et 1987a et b) est rappelé. Les lignes (correspondant aux espèces) sont soumises une à une à l'analyse des motifs de dispersion (pattern analysis) au moyen d'indices statistiques présentés par Chessel & Gautier (1984), auxquels des tests par permutations et technique de Monte Carlo ont été associés (Bouxin, 1992). Dans le calcul des indices, les relevés sont groupés en blocs de taille croissante (dans l'analyse des motifs, on appelle bloc un ensemble formé par la réunion de deux ou plusieurs relevés contigus). Pour chaque espèce, on en déduit le motif (agrégat, plaque, trou, variation de densité, gradient, complexe) et son intensité. Mais pour la suite, ce n'est pas tellement le motif précis qui est important mais bien, pour chaque taille de bloc retenue, le fait que les espèces soient structurées (c'est-à-dire présentant des indices de dispersion statistiquement significatifs) ou non.

Les techniques d'analyse multivariée (analyse en composantes principales, analyse des correspondances, classifications ascendantes ou descendantes) sont alors utilisées mais en tenant compte des résultats de l'analyse des motifs, ligne par ligne. On suit ainsi la proposition de Greig-Smith (1979), qui recommande que l'on jette un pont entre "l'écologie des communautés et celle des populations". On y arrive pour peu qu'on examine quelques propriétés de l'analyse des correspondances, par exemple. Les espèces présentant des motifs de dispersion clairs (plaques, par ex.) sont mises en évidence par de telles analyses multivariées. Ce sont aussi ces espèces qui peuvent être considérées comme caractéristiques (*sensu* Braun-Blanquet *in* Westhoff & van der Maarel, 1973). Les espèces avec des motifs peu nets (c'est-à-dire paraissant dispersées de manière aléatoire) ne présentent que des coordonnées peu élevées sur les premiers axes factoriels. Cette technique est aussi très sensible à la cooccurrence de plusieurs espèces rares dans la même colonne du tableau et à la cooccurrence d'une espèce rare et d'une autre commune (Bouxin & Le Boulengé, 1983). On résout le problème en plusieurs étapes. Une première transformation consiste à supprimer les espèces rares avant de soumettre le tableau aux analyses multivariées. Dans une

Source : MNHN

seconde, les relevés sont groupés d'abord en blocs de deux relevés et ensuite en blocs avec des nombres croissants de relevés. En terme de tableaux de relevés, cela revient à réunir les contenus de plusieurs colonnes contiguës, en additionnant les présences ou en calculant la moyenne des abondances. Cette fois, c'est un tableau présentant un nombre réduit de colonnes qui est soumis aux analyses multivariées. Avec des tableaux présentant au départ un grand nombre de colonnes, on arrive ainsi à définir des groupements végétaux à de nombreuses échelles (ou tailles de blocs). Pour une taille de bloc donnée, un groupement est défini par sa combinaison d'espèces structurées et il n'y a aucune relation hiérarchique entre les groupements définis avec des tailles de bloc croissantes.

A ce stade, nous avons voulu vérifier si la technique d'échantillonnage, c'est-à-dire l'observation de relevés séparés les uns des autres par des espaces plus ou moins importants, était compatible avec une analyse multiscalaire des motifs. Premièrement, est-il possible, par l'échantillonnage, de retrouver les motifs de dispersion des différentes espèces ? Pour répondre à cette question, nous avons utilisé trois tableaux de relevés homogènes contigus comprenant respectivement 154, 114 et 42 relevés de ruisseau, auxquels nous avons fait subir diverses simulations sur ordinateur (BOUXIN, 1995). Nous avons essayé de recréer automatiquement plusieurs techniques de choix des relevés, dans une stratégie d'observation discontinue de la végétation, en approchant autant que possible la façon de procéder sur le terrain. Dans ce cas, les motifs provenant de l'observation exhaustive vont bien sûr disparaître mais peut-on les approcher par l'échantillonnage c'est-à-dire en repérant, pour chaque espèce, les échelles où elles sont structurées ? Dans le cas qui nous concerne, on découpe les ruisseaux en tronçons de plusieurs relevés et dans chaque tronçon, on sélectionne un ou plusieurs relevés de diverses manières :

- aléatoire ;
- seuls les relevés les plus diversifiés, c'est-à-dire avec un nombre d'espèces supérieur à la moyenne du tronçon sont sélectionnés ;
- seuls les relevés les moins diversifiés, c'est-à-dire avec un nombre d'espèces inférieur à la moyenne du tronçon, sont sélectionnés (épreuve contraire) ;
- seules des paires de relevés sont sélectionnées, comprenant chaque fois un relevé plus diversifié et moins diversifié que la moyenne ;
- seuls les relevés les plus facilement accessibles sont sélectionnés (à proximité de ponts, de routes par exemple) ; cette stratégie peut surprendre mais elle a été utilisée dans des études importantes (HASLAM & WOLSELEY, 1981 ; HASLAM & MOLITOR, 1988).

A chaque tirage, un tableau est construit et les lignes sont soumises à l'analyse des motifs. Les différents modes d'échantillonnage sont répétés 5 000 fois (sauf pour la catégorie des relevés facilement accessibles où le choix est plus limité) et pour chaque indice calculé, ce sont les moyennes pour chaque taille de bloc qui sont interprétées. De diverses analyses et simulations, il ressort que :

- en divisant un ruisseau en un nombre suffisamment élevé de relevés contigus (plusieurs dizaines) et en notant simplement la présence des espèces dans chaque relevé, la plupart des échelles privilégiées d'observation (c'est-à-dire les tailles de bloc pour lesquelles l'espèce est structurée) sont mises en évidence ; il est également utile de noter si l'espèce est abondante ou non, mais l'utilisation de toutes les modalités d'un coefficient d'abondance de type 1-5 n'apporte pas plus d'information que le simple fait de considérer que l'abondance est supérieure ou égale à 2. Le fait de grouper des relevés fait disparaître l'homogénéité, du moins telle qu'on la considère en phytosociologie ; cette absence ne gène en rien la reconnaissance des motifs uni- ou plurispécifiques.
- dans des ruisselets de petite taille, seule une observation exhaustive, c'est-à-dire basée sur des relevés contigus, convient.

Les différentes stratégies d'échantillonnage, appliquées à chaque ligne séparément apportent les résultats suivants :

- l'échantillonnage aléatoire ne permet de reconnaître les motifs ou les tailles privilégiées d'observation que pour les motifs les plus intenses, les plus nets ; pour les autres motifs, l'échantillonnage n'est pas satisfaisant ;
- l'échantillonnage alternant relevés riches et pauvres apporte des résultats très proches de ceux de l'échantillonnage aléatoire ;
- les autres formes d'échantillonnage ne sont pas du tout satisfaisantes non plus.

D'autres simulations, portant à chaque tirage, sur les relevés complets et non plus sur les seules espèces prises une par une, montrent que la probabilité de retrouver, par l'échantillonnage, des combinaisons d'espèces caractéristiques est très faible (résultats non publiés). Une observation exhaustive s'imposait donc. Les cours d'eau doivent être divisés en relevés contigus dont la taille est un compromis entre le temps consacré à l'observation de terrain et la finesse souhaitée de l'étude.

Notre étude fait partie d'une étude pluridisciplinaire sur le bassin hydrographique de la Molignée comparable à celle du bassin de la Gelbressée (BOUXIN, 1994a et b). Les

Source : MNHN

objectifs particuliers de cette contribution sont :

1. De décrire la végétation aquatique et amphibie du ruisseau, des principaux affluents et des ruisselets à partir de leur source ;

2. De mettre les communautés décrites en relation avec l'environnement naturel et les diverses perturbations résultant des activités humaines.

Les résultats sont comparés avec ceux obtenus par des techniques de collecte de données différentes, c'est-à-dire au moyen d'ensembles discontinus de relevés, en particulier avec ceux obtenus au moyen de la phytosociologie traditionnelle.

MÉTHODES

ANALYSES D'EAU

Nous avons d'abord procédé à des analyses chimiques simples de l'eau des cours d'eau avec comme objectif d'obtenir une caractérisation globale de l'eau, de mettre en évidence les sites pollués et d'identifier les groupes de paramètres chimiques corrélés afin de simplifier des observations ultérieures. 29 points de prélèvement ont été choisis dans l'ensemble du bassin versant, uniformément répartis dans les têtes de ruisseau et dans les trois principaux ruisseaux. Des techniques quantitatives ou semi-quantitatives réalisables sur le terrain ont été retenues : dureté totale (volumétrie, en degrés allemands, un °d = 17,8 mg/l de $CaCO_3$), dureté carbonatée (partie des sels de calcium et de magnésium qui existe dans l'eau sous forme de carbonates ou d'hydrogénocarbonates, volumétrie, mêmes unités), concentrations en ammonium (de 0 à 10 mg/l), nitrates (de 0 à 150 mg/l), nitrites (de 0 à 1 mg/l), orthophosphates (0,25 à 3 mg/l), ces quatre dernières techniques se référant à des échelles colorimétriques, chlorures (titrimétrie), concentration en oxygène (titrimétrie) et calcul du pourcentage de saturation. La conductivité à 20 °C et le pH ont été mesurés en laboratoire. Les variations étaient suffisamment importantes pour justifier certaines techniques simples. Pour les techniques semi-quantitatives, lorsque le résultat est négatif, nous préférons parler de paramètre non mesurable, puisque la concentration n'est jamais nulle. En plus, les paramètres chimiques fluctuent dans le temps, parfois de manière importante, mais les corrélations entre paramètres persistent généralement. De nombreuses autres analyses plus précises, fournies par divers laboratoires, ont aussi été utilisées (Dubois *et al.*, 2000). Ces paramètres chimiques n'entrent pas directement dans l'analyse des tableaux de végétation puisqu'ils ne proviennent que de 29 sites et non de tous les relevés. Ils seront toutefois mis en relation avec les groupements végétaux décrits. Les échantillons d'eau ont été prélevés en 1991, 1995 et 1996.

DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION

Les 16 têtes de ruisseau ont été étudiées, au moyen d'ensembles de relevés homogènes contigus, du moins pour celles de petite taille (moins d'un kilomètre entre la source et l'embouchure avec un ruisseau plus important). La variabilité de la végétation et du milieu de ces ruisselets étant grande, seule l'utilisation de relevés de petite taille (de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de long) était adaptée. Pour les têtes de ruisseau plus longues, l'observation au moyen de relevés homogènes ne porta que sur un cours d'un kilomètre environ, soit que le ruisselet devenait canalisé ou couvert, soit que la variabilité diminuait rapidement. Les deux ruisseaux principaux (La Molignée de 25 kilomètres de long et le Flavion de 18 kilomètres de long) furent divisés en plusieurs dizaines de relevés contigus de 500 mètres de long. Cette dernière technique fut également appliquée à un ruisseau de taille modeste, le ruisseau de Ftroûle (environ 5 kilomètres de long). L'intégralité du cours est observée. Les nombres de relevés sont respectivement de 50 pour la Molignée, 36 pour le ruisseau de Flavion et 11 pour celui de Ftroûle. Les relevés sont numérotés à partir de la source.

Dans chaque relevé, la liste des macrophytes fut notée. La nomenclature suit Lambinon *et al.* (1992). A chaque espèce est associée la relation avec le niveau d'eau (hydrophyte flottant ou espèce enracinée sous le niveau d'eau - noté "e"-, sur la marge - noté "m" -, c'est-à-dire le pied de berge ou encore sur la berge - noté "b"- et l'abondance - notée "+"). L'espèce est considérée comme abondante si son abondance-dominance est supérieure à 1 dans l'échelle de Braun-Blanquet ou si elle forme des populations de densité nettement supérieure à celle observée sur la plus grande partie du cours. Il est important que la présence d'une espèce dans le courant, sur la marge ou la berge soit précisée car ses relations avec l'environnement en sont influencées. Il a été constaté que la dispersion de certaines espèces qui pouvaient vivre à la fois dans l'eau et sur la marge, par exemple, n'était pas la même dans l'eau seule que sur la marge seule. En effet, une espèce comme *Mentha aquatica* vit fixée à la fois sur le fond de l'eau et sur la marge dans la partie supérieure du cours d'eau mais sur la marge et la berge dans la partie inférieure. En plus, la morphologie d'une espèce dans le courant ou sur la marge est parfois très différente ; cela a d'ailleurs conduit Mériaux & Géhu (1979), Mériaux (1981), Daniel & Haury (1996) et Oberdorfer (1998) à reconnaître des morphoses (*i.e.* formes *fluviatilis*, *stagninus*, *submersus*, *terrestris*, *typicus*). Mais nous préférons indiquer la relation avec le niveau d'eau car certaines espèces présentent, en partant de la berge vers le milieu de l'eau, des formes terrestres, des formes intermédiaires et des formes d'eau qui se mélangent par places et qui passent graduellement de l'une à l'autre.

DESCRIPTION DE L'ENVIRONNEMENT

Dans chaque relevé, diverses caractéristiques de l'environnement ont aussi été enregistrées ; les paramètres sont représentés par une ou plusieurs modalités. L'appartenance à une modalité est notée 1, la non appartenance est notée 0. Dans un relevé, deux ou plusieurs modalités d'un même paramètre sont parfois présentes (par exemple, pour la largeur du ruisseau qui n'est pas constante ou pour le substrat constitué d'un mélange de blocs et cailloux). Cette façon de procéder permet de construire des tableaux disjonctifs complets et de regrouper ensuite, dans un même tableau, des paramètres biologiques et écologiques sans pour autant mélanger des variables trop différentes, ce qui nuirait à l'analyse des données. Les différents paramètres sont :

- la largeur du ruisseau (5 modalités : ≤ 1 m - 1,1 à 3 m - 3,1 à 5 m - 5,1 à 8 m - > 8 m) ;
- la profondeur maximale du cours d'eau (5 modalités : ≤ 0,1 m - 0,11 à 0,3 m - 0,31 à 0,5 m - 0,51 à 1 m - > 1 m) ;
- le substrat lentique dominant (5 modalités : blocs - cailloux - graviers - sable - vase) ;
- le substrat lentique accessoire (5 modalités : blocs - cailloux - graviers - sable - vase) ;
- le substrat lotique dominant (5 modalités : blocs -cailloux - graviers - sable - vase) ;
- le substrat lotique accessoire (5 modalités : blocs - cailloux

Source : MNHN

- graviers - sable - vase) ;

• la pente générale (3 modalités : 0,11 à 0,5 % - 0,51 à 1 % - 1,1 à 2 %) ;

• la vitesse du courant (5 modalités : lent - modéré - négligeable - rapide - très rapide) ;

• le caractère encaissé de la berge (5 modalités : 0 à 20 cm - 21 à 50 cm - 51 à 100 cm - 101 à 200 cm - > 200 cm) ;

• la pente de la berge (3 modalités : ≤ 30°, 31 à 60°, > 60°) ;

• le type de végétation rivulaire (4 modalités : prairie, parfois rudéralisée - prairie et ligne d'arbres - feuillus - conifères) ;

• le type de vallée (4 modalités : en V non tronqué - en V faiblement et horizontalement tronqué, le cours d'eau longeant le pied d'un des flancs de vallée - en V fortement tronqué, le cours d'eau serpentant dans la vallée - en V très fortement ou totalement tronqué) ;

• éclairement (4 modalités : ≤ 25 % - 26 à 50 % - 51 à 75 % - > 75 %) ;

• la nature de la roche sous-jacente (3 modalités : psammite - calcaire - schiste houiller) ;

• chaque fois une seule modalité pour la présence de clôture, le piétinement par le bétail, le caractère rudéralisé des berges, les berges enrochées, la présence de murs de moellons non maçonnés, de murs maçonnés, de murs de béton, de perrés, de gabions, de ponts, les traces de pesticide, l'indication d'un curage récent, le fauchage des berges, le lit majeur occupé par un parc ou des jardins ou encore par des cultures, la présence de trouble anormal dans l'eau ou d'odeurs nauséabondes.

BASE DE DONNÉES

Une base de données a été construite. Le tableau de relevés comprend une ou plusieurs lignes par espèce :

• une ligne avec la présence de l'espèce, toutes positions dans le lit mineur confondues, quel que soit le degré d'abondance,

• une ligne pour l'abondance éventuelle de l'espèce, toutes positions confondues, quel que soit le degré d'abondance,

• une ligne pour chacune des autres positions représentées (eau, marge, berge).

Dans chacune des lignes, il n'y a ainsi que des données de type 0/1. Exemple : sur le terrain, on a noté, pour l'espèce *Agrostis stolonifera* et dans les 15 premiers relevés :

Espèce	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
AG IS	mb	em			mb	em	em	em+	em	m	em	emb	emb	e	em

e = eau, m = marge, b = berge, + = abondance

Cela se traduit par la portion de tableau ci-après. Un tableau semblable reprend les données d'environnement, avec cette fois une seule ligne par paramètre ou modalité de paramètre.

Les données de végétation ont été récoltées entre 1991 et 1995.

ANALYSE DES DONNÉES DE VÉGÉTATION ET DE L'ENVIRONNEMENT

La grande difficulté du traitement statistique des tableaux de végétation vient de la nature même des données. Rares sont les espèces qui occupent l'ensemble des relevés et un tableau comprend beaucoup de zéros. Les techniques d'analyse multivariées n'ont pas été élaborées pour de tels tableaux et le fait de soumettre un tableau de relevés directement à une telle analyse engendre souvent une sous-exploitation de la variabilité du tableau.

Le traitement statistique de chacun des tableaux est fort semblable à celui rappelé dans l'introduction. Il comprend quatre étapes.

1. L'examen des fréquences marginales qui révèle, dans les tableaux de végétation, les groupements localisés riches en espèces rares.
2. L'analyse de la dispersion longitudinale de chaque espèce. Nous avons opté pour l'option non paramétrique, qui nous paraissait la mieux adaptée à l'analyse de lignes de relevés contigus (CHESSEL, 1978). L'analyse des lignes utilise principalement les indices de dispersion classique D_p et de contagion vraie en présence-absence E_p (CHESSEL, 1978), ils sont présentés en annexe. D'autres indices s'appliquent aux données de fréquence et d'abondance (CHESSEL, 1978 & 1981, CHESSEL & GAUTIER, 1984, BOUXIN, 1991a).

   L'indice appelé "new two-terms local variance" (GALIANO *et al.*, 1987) a également été calculé car il permet la détection de la taille précise des motifs de dispersion. De nombreuses autres techniques existent mais elles ne se situent pas dans la logique non paramétrique retenue.

   Nous avons associé des tests aux indices grâce aux techniques de permutation ou de Monte Carlo (MANLY, 1991 ; BOUXIN, 1992). On définit ainsi des dispersions poissoniennes (aucun indice significatif aux différentes échelles ; dans ce cas, l'espèce est dite non structurée), des dispersions en agrégats ou en plaques, des trous et absences en plaques, des gradients de densité, des variations stationnaires ou non de densité et des structures complexes, à deux ou plusieurs échelles d'hétérogénéité. La technique de permutation a été utilisée dans la recherche écologique par BIONDINI *et al.* (1991) et la technique du "bootstrap" par PILLAR & ORLOCI (1996) dans l'étude de la végétation.
3. La transformation des tableaux par la suppression des espèces ou variables rares (en général, une ou deux présences) dont on ne peut rien déduire et des espèces ou variables fréquentes mais non structurées (parce qu'elles n'apportent pas d'information exploitable dans les analyses multivariées qu'elles alourdissent inutilement, ce qui n'empêche pas de citer ces espèces dans la phase descriptive finale) et le remplacement des colonnes par un nombre moindre de blocs ; dans chaque bloc, les présences sont additionnées.

Espèce	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
AG IS stol tous niveaux	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AG IS stol eau	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
AG IS stol marge	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
AG IS stol berge	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
AG IS stol abondance	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Source : MNHN

4. Diverses analyses multivariées sont appliquées soit aux tableaux de végétation, soit à des tableaux formés par la fusion des tableaux de végétation et des tableaux d'environnement. Pour traiter ce type de tableau, nous avons privilégié l'analyse des correspondances (notée CA), particulièrement bien adaptée aux tableaux de présences ou de fréquences. L'analyse non métrique multidimensionnelle (notée NMDS) fut aussi mise en œuvre pour rechercher d'éventuels gradients de végétation.

L'analyse des correspondances calcule les contributions de chaque axe à l'inertie totale et pour chaque ligne et chaque colonne, les coordonnées sur les axes et les contributions relatives. La technique de permutation porte sur les lignes (correspondant aux espèces) et est appliquée à chaque ligne indépendamment. Dans chaque ligne, les contenus correspondant à chaque colonne sont permutés de manière aléatoire et une nouvelle analyse des correspondances est calculée. Le programme note si les contributions à l'inertie totale de chaque axe et de chaque variable de cette seconde analyse sont supérieures ou égales à celles de la première analyse. La procédure est répétée 5 000 fois. Sont significatifs seulement les axes dont la proportion de contributions à l'inertie totale, obtenues après simulations et supérieures ou égales aux contributions relatives des axes correspondants du tableau originel, est inférieure à 0,05. Le nombre d'axes significatifs est noté et dans chaque axe, les espèces ou variables avec une contribution relative significative. Afin de limiter le temps de calcul, la matrice originelle est automatiquement transposée si le nombre de colonnes est supérieur au nombre de lignes mais les permutations portent de toute manière sur les variables floristiques ou de l'environnement. D'un point de vue phytosociologique, ces espèces sont des caractéristiques exclusives ou sélectives. Les espèces avec des proportions de contributions relatives supérieures ou égales à 0,05 mais plus fréquentes dans un groupement que dans d'autres, sont considérées comme des espèces préférentielles. Le statut d'espèce caractéristique n'a de signification qu'à l'échelle considérée (relevé, bloc, tête de ruisseau).

Une méthode pour déterminer le nombre de dimensions dans l'ordination d'un échantillon de relevés a également été créée par PILLAR (1999). La méthode est aussi probalistique et basée sur la technique du "bootstrap". Les résultats sont mis en relation avec la taille des échantillons. C'est surtout la stabilité des résultats, évaluée avec le nombre de dimensions significatives, qui est mise en relation avec la taille des échantillons.

L'analyse non métrique multidimensionnelle ne fournit que les coordonnées des relevés sur deux ou plusieurs axes, le nombre d'axes et la précision de l'analyse (nombre d'itérations) étant définis *a priori* par l'utilisateur. Aucune procédure de permutation n'est adaptable à ce type d'algorithme. L'utilisateur choisit le nombre d'axes à calculer ; chaque fois, nous avons retenu un nombre d'axes égal au nombre d'axes significatifs fourni par l'analyse des correspondances.

Des classifications hiérarchiques ascendantes et descendantes ont été appliquées mais uniquement aux variables transformées issues de l'analyse des correspondances ou de l'analyse non métrique multidimensionnelle ; nous estimons en effet qu'il est plus logique d'appliquer les analyses factorielles aux tableaux dont les lignes sont des espèces et des variables de l'environnement et de n'appliquer les logiciels de classification qu'aux tableaux de variables transformées, dans lesquels les redondances d'un tableau originel ont été éliminées. En plus, le choix d'une technique de classification, qui présente parfois de nombreuses variantes, devient secondaire car on observe une grande stabilité dans les résultats, en passant d'une technique à l'autre ou d'une variante à l'autre. Nous avons néanmoins testé un éventail de techniques suffisamment varié de manière à vérifier cette stabilité.

Les analyses de données ont été réalisées à partir de programmes originaux rédigés en ACCESS BASIC (dispersion des espèces, avec procédures par permutations et de Monte Carlo), de programmes publiés et transposés personnellement en ACCESS BASIC (analyse des correspondances avec la procédure originale de permutation, analyse non métrique multidimensionnelle, classifications hiérarchiques ascendante et descendante [calcul de la distance euclidienne avec agrégation de la distance moyenne ou technique des centres virtuels] d'après les algorithmes de BERTHET *et al.*, 1976 ; FOUCART, 1982 ; ORLOCI & KENKEL, 1985 et ROUX, 1985) et de logiciels du commerce (classifications hiérarchiques ascendantes et descendantes [méthode de Ward avec calcul de la distance euclidienne], "detrended correspondence analysis" notée DCA, qui est une variante de l'analyse des correspondances et qui est censée atténuer l'effet fer à cheval, analyse non métrique multidimensionnelle, d'après MCCUNE & MEFFORD, 1995). Une technique très souvent utilisée comme l'analyse canonique des correspondances (TER BRAAK, 1986) n'était pas applicable dans ce cas puisque nous ne disposions pas de variables de l'environnement quantitatives pour chaque relevé de ruisseau ; aucune régression multiple ne pouvait donc être calculée entre les résultats d'une analyse des correspondances et une seconde matrice de données de l'environnement.

ANALYSE DE LA CHIMIE DES EAUX

Les données des 29 sites ont été soumises à l'analyse en composantes principales, ce qui se justifie ici avec un ensemble de variables monotoniques. Le programme (transposé d'après FOUCART, 1982 avec la procédure de permutations) calcule d'abord les valeurs propres et vecteurs propres issus d'une matrice de corrélations entre les lignes, ensuite les contributions de chaque axe à l'inertie totale et pour chaque ligne et chaque colonne, les coordonnées sur les axes et les contributions relatives. Le temps de calcul est fonction, en très grande partie, du nombre de lignes.

RÉSULTATS

GÉNÉRALITÉS

De toutes les analyses de dispersion des espèces, il ressort encore une fois qu'il n'y a pas une seule échelle privilégiée d'observation de la végétation mais bien une multitude. On ne peut pas explorer correctement la variabilité de la végétation au départ d'une seule échelle d'observation (c'est-à-dire une seule taille de relevé) ; il est indispensable de les multiplier.

CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DES EAUX

L'eau des ruisseaux est dure presque partout avec une dureté totale d'environ 390 mg/l de $CaCO_3$; des duretés nettement inférieures (~ 60 mg/l de $CaCO_3$) ont toutefois été observées à proximité des sources apparaissant dans des massifs boisés installés sur des crêtes psammitiques. La dureté carbonatée varie entre 35 et 300 mg/l de $CaCO_3$; la conductivité entre 100 et 560 µs/cm (à 20 °C). L'eau est généralement saturée en oxygène, sauf dans les sites présentant des concentrations d'ammonium et de phosphore total élevées. Les

Source : MNHN

sites présentant des quantités mesurables d'ammonium se trouvent en aval des villages, dans des pâtures avec un faible débit d'eau ou à proximité des arrivées d'eaux usées. Les concentrations les plus élevées ont été enregistrées dans le village de Corenne (de 3 à 5 mg/l d'ammonium). De fortes teneurs en cet ion sont souvent associées à de fortes teneurs en phosphates (jusqu'à 0,4 mg/l $P\text{-}PO_4$). Le pH est alcalin partout, variant de 7,58 à 9,26. La concentration en nitrates varie entre 0 (ou non mesurable) et 50 mg/l; la concentration en nitrites entre 0 et 0,5 mg/l. Une analyse en composantes principales rappelle les corrélations habituelles notamment entre conductivité et dureté. La concentration en nitrates est aussi corrélée avec la dureté puisque les eaux les moins minéralisées se trouvent à proximité immédiate des sources dont la plupart sont protégées des apports divers en matières azotées. La teneur en oxygène est négativement corrélée avec la teneur en ions ammonium, nitrite et en phosphore. Ces résultats sont proches de ceux obtenus dans le Bocq, une rivière voisine (BOUXIN, 1991b). D'autres paramètres ont aussi été mesurés, notamment par DUPRÉ & MARY (1995, communication personnelle) comme les demandes chimique et biologique en oxygène, qui sont étroitement corrélées avec la teneur en ammonium. Toutes les analyses, qu'elles datent de 1982, 1991, 1995 ou 1996 concordent et indiquent les sites où les paramètres chimiques changent brusquement; cinq villages sont responsables d'une importante pollution de l'eau : Corenne, Flavion, Stave, Biesmerée et Ermeton-sur-Biert. Toutefois, le degré de pollution dépend aussi du débit du cours d'eau, et la pollution la plus sévère se trouve à Corenne, à 2 kilomètres à peine de la source du Flavion.

LA MOLIGNÉE

La végétation du ruisseau et de la berge a été décrite à partir d'un ensemble de 50 relevés, d'environ 500 m de long chacun. 106 espèces ont été recensées. Une 107e variable a été ajoutée : la présence ou l'abondance de la couverture d'algues filamenteuses sur le fond, sans distinction d'espèces; l'utilisation de cette donnée est recommandée par HASLAM & WOLSELEY (1981) et HASLAM & MOLITOR (1988) qui ont créé le terme "blanket weed". Certaines espèces ne font que des apparitions fugaces comme *Ceratophyllum demersum*, *Hippuris vulgaris* ou *Ranunculus circinatus*. Elles proviennent d'étangs ou de mares, se fixent dans la vase et puis sont éliminées par les premières crues. Comme elles n'ont été observées qu'une seule fois, en un seul site, elles ne sont pas reprises dans les étapes suivantes de l'analyse.

La tête du ruisseau a été décrite avec un ensemble de 15 petits relevés. Elle est analysée avec les 15 autres têtes de ruisseau.

Le tableau de relevés comprend 50 colonnes et 349 lignes puisque chaque espèce occupe de une à cinq lignes. Chaque ligne est soumise à une analyse de dispersion. Par exemple, *Alnus glutinosa* est présent dans 49 des 50 relevés et la ligne des présences n'est donc pas structurée, la variable "*Alnus glutinosa* abondance" se trouve dans 40 des 50 relevés mais n'est pas structurée non plus (Les indices de dispersion sont non significatifs pour toutes les tailles de bloc). Cette espèce disparaît donc des étapes suivantes de l'analyse des données, ce qui ne signifie pas pour autant qu'elle disparaît de la description finale des groupements végétaux qui en sortiront ! La variable "*Polygonum hydropiper* tous niveaux" n'est pas structurée non plus et est éliminée mais la variable "*Polygonum hydropiper* eau" est nettement structurée, formant une "plaque" dans le cours supérieur du ruisseau. Cette dernière variable est donc prise en considération dans l'étape suivante de l'analyse des données.

Les principaux motifs de dispersion sont présentés (TAB. I) et commentés. Les variables *Angelica sylvestris* "marge", *Athyrium filix-femina, Deschampsia cespitosa* et *Scirpus sylvaticus* "tous niveaux" forment des agrégats ou plaques dans les sites partiellement ou complètement couverts par la végétation ligneuse. Des agrégats existent aussi dans d'autres parties du ruisseau, ils concernent les variables *Alnus incana* (espèce plantée et naturalisée çà et là), *Polygonum lapathifolium, Salix alba, Scrophularia auriculata* "tous niveaux". La plupart des trous correspondent aux relevés supérieurs comme pour les variables "algues filamenteuses" ou les présences d'*Epilobium hirsutum, E. roseum,* de *Myosotis scorpioides, Phalaris arundinacea, Rumex conglomeratus, Scrophularia umbrosa* ou *Solanum dulcamara* "tous niveaux". *Cirsium palustre*, *Filipendula ulmaria* et *Fraxinus excelsior* "tous niveaux" forment de grands "trous" dans la partie inférieure du cours. Beaucoup d'espèces forment des "plaques", comme *Juncus effusus* "tous niveaux" dans le quart supérieur du ruisseau. *Rorippa amphibia* colonise le fond et la marge du ruisseau dans son cours inférieur, là où la vallée s'élargit et où le courant se ralentit; le fond se couvre de vase; ce motif de dispersion correspond à la présence de schistes dans le sous-sol. Les espèces de berge et parfois de marge forment de grandes plaques là où l'encaissement devient marqué, c'est le cas *d'Arctium nemorosum,* de *Lythrum salicaria* et *Petasites hybridus*. Plusieurs motifs de dispersion sont facilement mis en relation avec la qualité de l'eau : la dispersion de l'espèce de marge *Bidens tripartita* et de la forme d'eau de *Polygonum hydropiper* se superposent : dès que le ruisseau quitte l'environnement forestier et traverse des pâtures puis un gros village, la concentration en nitrates passe rapidement de 10 à 50 mg/l et celle en ammonium y est souvent élevée (> 0,5 mg/l, jusqu'à 2 mg/l), particulièrement pendant les périodes sèches de l'été. Quatre

Source : MNHN

TABLEAU I.– Dispersion des espèces structurées dans les 50 relevés de ruisseau de la Molignée, depuis la source (colonne de gauche) jusqu'à l'embouchure (colonne de droite). La variable floristique est suivie de **e**, **m** ou non suivie suivant que la variable est considérée uniquement dans l'**e**au, sur la **m**arge ou dans n'importe quelle position par rapport au milieu aquatique.

Dispersion of the structured species in the 50 relevés of the Molignée from the source (left column) to the mouth (right column). The floristic variable is followed with ***e****,* ***m*** *or not followed, depending on whether the variable is considered only in water, on the edge or in any position related to the aquatic environment.*

Agrostis stolonifera **e**	0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Algues filamenteuses **e**	0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0
Alnus incana	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Angelica sylvestris **m**	0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0
Arctium nemorum	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0
Athyrium filix-femina	0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0 1
Bidens tripartita	0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Callitriche platycarpa **e**	0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Calystegia sepium	0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0
Cirsium palustre	1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 1
Deschampsia cespitosa	1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Dipsacus pilosus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 1 1
Epilobium hirsutum	0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1
Epilobium roseum	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 1 1
Eupatorium cannabinum	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0
Festuca arundinacea	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Festuca gigantea	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 1
Filipendula ulmaria	1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1
Fontinalis antipyretica **e**	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 1 1
Fraxinus excelsior	1 1 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Glyceria notata	1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Humulus lupulus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0
Juncus effusus	1 1 0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0
Lemna minor **e**	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1
Lycopus europaeus	0 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 0 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 0
Lythrum salicaria	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 1 1 1
Mentha aquatica	0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Myosotis scorpioides	0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 0
Myosoton aquaticum	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Nasturtium officinale	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Petasites hybridus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Phalaris arundinacea	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0
Polygonum hydropiper **e**	0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Polygonum lapathifolium	0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0
Potamogeton crispus **e**	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0
Ranunculus fluitans **e**	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Ribes rubrum	0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1
Rorippa amphibia	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1
Rorippa palustris	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0
Rumex conglomeratus	0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0
Rumex sanguineus	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1
Salix alba	0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0
Scirpus sylvaticus	0 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0
Scrophularia auriculata	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 1 1 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0
Scrophularia umbrosa	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Solanum dulcamara	0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1
Sparganium erectum	0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Stachys palustris	1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 1 1 0 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0
Stellaria nemorum	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 1
Symphytum officinale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0
Valeriana repens	0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0
Veronica anagallis-aquatica **e**	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

Source : MNHN

espèces forment des plaques qui se superposent partiellement d'amont en aval : l'hydrophyte *Callitriche platycarpa*, la forme d'eau de *Veronica anagallis-aquatica*, qui ne sont pas détruites par la pollution et semblent favorisées par l'eutrophisation ; l'hydrophyte *Potamogeton crispus*, et l'hydrophyte *Ranunculus fluitans* qui a besoin d'une certaine profondeur d'eau pour se développer. Plusieurs espèces présentent des densités de variations de densité : *Calystegia sepium* et *Humulus lupulus*, qui sont typiquement des espèces de berge, *Stachys palustris* et *Myosoton aquaticum* qui vivent principalement sur la berge ou la marge ou encore *Glyceria notata, Mentha aquatica,* et *Nasturtium officinale* qui sont généralement des espèces d'eau ou de marge. Plusieurs espèces de berge ou de marge développent des gradients, comme : *Dipsacus pilosus, Eupatorium cannabinum, Festuca gigantea, Lycopus europaeus, Ribes rubrum, Rumex sanguineus, Stellaria nemorum, Symphytum officinale* ou *Valeriana repens*; pour toutes ces espèces, la densité augmente d'amont vers l'aval.

Finalement, c'est un tableau de 50 colonnes (les relevés de 500 mètres de long) et de 53 lignes (les variables floristiques structurées, Tableau I) qui est soumis aux analyses multivariées décrites (CA, NMDS, DCA).

L'analyse des correspondances de cette table révèle que trois axes sont significatifs. Les contributions relatives à l'inertie totale pour ces trois premiers axes, sont respectivement de 17,192 % avec P = 0, de 15,141 % avec P = 0 et de 7,736 % avec P = 0 ; pour les contributions relatives suivantes, les proportions obtenues par la procédure de permutation sont supérieures à 0,05. 13 variables floristiques ont des contributions relatives significatives sur au moins un de ces trois axes. Les autres analyses n'apportent aucune information complémentaire.

Un nouveau tableau de relevés ne reprenant que les 13 variables floristiques (Tab. II, 13 premières lignes) est soumis aux analyses multivariées (CA, DCA, NMDS). Comme ces trois analyses produisent des résultats très semblables et équivalents, seuls ceux de l'analyse des correspondances sont présentés (Fig. 2). Deux axes sont

---

Tableau II.– Dispersion des espèces sélectionnées après l'analyse des correspondances du tableau I et dispersion des variables de l'environnement sélectionnées par la même procédure que pour les variables floristiques, depuis la source (colonne de gauche) jusqu'à l'embouchure (colonne de droite). La variable floristique est suivie de **e**, **m** ou non suivie suivant que la variable est considérée uniquement dans l'eau, sur la **m**arge ou dans n'importe quelle position par rapport au milieu aquatique.

Dispersion of the selected species after correspondence analysis of table I; dispersion of the environmental variables selected with the same procedure as for the floristic variables, from the source (left column) to the mouth (right column). The floristic variable is followed with ***e****,* ***m*** *or not followed, depending on whether the variable is considered only in water, on the edge or in any position related to the aquatic environment.*

Agrostis stolonifera **e**	01000111101111111100110100011111111001001000000000
Algues filamenteuses **e**	00000111111111111111111111111111111001111111111011110
Angelica sylvestris **m**	01110000000000000000000001000000100000001000100000
Athyrium filix-femina	01111100000000001101000101100000111111001011110001
Cirsium palustre	11111100000000001001000110000111111100111001010111 1
Deschampsia cespitosa	11111100000000000000000100000000110000000000000000
Epilobium hirsutum	00001111111111111111111111111101111111110111111111011111
Filipendula ulmaria	11101000100011111111111111111111111111111111111101111111
Fraxinus excelsior	11110001110000011111111101111111111111111011111111111
Glyceria notata	11011111111111110010001001011110001000001000000000
Juncus effusus	11011011100110010000000000000001000000000100001000 0
Polygonum hydropiper **e**	00010011111111110000000000000000000000000000000000
Rorippa amphibia	00000000000000000000000000000000000000000001111011111
Caractère encaissé 51-100 cm	01110111111111111111111111111111111111011001110001 0000
Sous-sol calcaire	01000111111100011111111111111111111111111111000000000
Courant rapide	01000001110000111011111111111111011111111111111101111
Éclairement ≤ 25 %	00110000000000000000000000000000000000000000111000 01
Éclairement > 75 %	10000011001100000000000000001001010000000000000000
Sous-sol schisteux	00000000000000000000000000000000000000000001111111111
Largeur 3,1 à 5 m	00000000000001011111111111111111011110000000000001001
Largeur > 8 m	00000000000000000000000000000000000001111110010000 00
Substrat lotique dom. : blocs	00000001111011111111111111111111101011111111111100111
Substrat lotique dom. : cailloux	01111100111111111111001100010110000000000110100111 0
Pente 0,1 à 1 %	00001111111111111111111111111111111111111111111101111
Profondeur maximum 0,51 à 1 m	00000000000001100001111111111100011000100100110000
Vallée en \---/	10101010101001101000000010001000100000000111101111
Vallée en V	00110000000000000000100010000000110000000000000 0

Source : MNHN

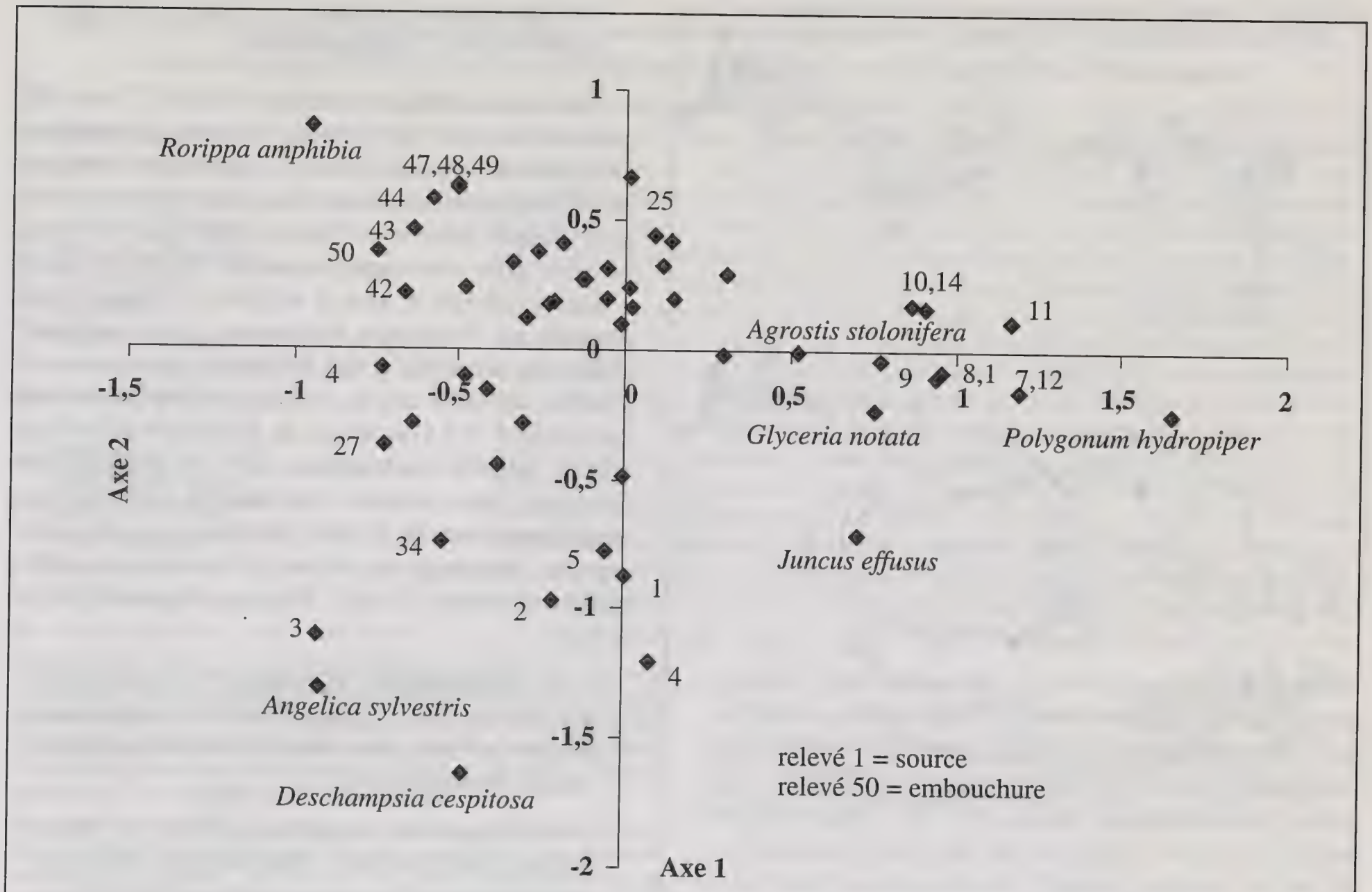


FIG. 2.– Coordonnées des relevés et espèces sur les deux premiers axes de l'analyse des correspondances du tableau 13 espèces x 50 relevés de la Molignée.

The scores of the relevés and species on the first two axes of the correspondence analysis of the Molignée 13 species x 50 relevés table.

significatifs : les contributions relatives à l'inertie totale, pour ces deux premiers axes, sont respectivement de 28,765 % avec P = 0 et de 21,113 % avec P = 0.

L'axe 1 révèle une communauté dominée par *Polygonum hydropiper*. L'axe 2 met en évidence la communauté occupant les trois premiers kilomètres depuis la source, caractérisée par les variables *Angelica sylvestris* "marge" et *Deschampsia cespitosa*; le reste du ruisseau est caractérisé par la présence d'une couverture d'algues filamenteuses sur le fond de l'eau et par la présence d'*Epilobium hirsutum* sur la berge et la marge. Le troisième axe est dominé par *Rorippa amphibia*. La classification des 50 relevés a été élaborée à partir du tableau simplifié 13 x 50 ou encore à partir de tableaux de variables transformées de taille 3 x 50, les variables floristiques étant remplacées par les trois variables transformées issues de l'analyse des correspondances ou de l'analyse non métrique multidimensionnelle. Les différents résultats concordent et les groupements végétaux et leurs espèces caractéristiques sont les suivants :

• un groupement de berge et de marge à *Deschampsia cespitosa* et *Angelica sylvestris* (FIG. 3, groupement A); *Carex remota, Epilobium obscurum* et *Galium palustre* sont d'autres espèces exclusives; *Scirpus sylvaticus* est une espèce préférentielle;

• un groupement d'eau, marge et berge défini par la superposition de la couverture d'algues filamenteuses et d'une espèce de marge et berge *Epilobium hirsutum* (FIG. 3, groupement B); *Calystegia sepium, Impatiens glandulifera, Iris pseudacorus, Myosotis scorpioides, Myosoton aquaticum, Phalaris arundinacea, Polygonum lapathifolium, Salix alba, Scrophularia umbrosa, Solanum dulcamara* et *Stachys palustris* sont d'autres espèces exclusives mais moins fréquentes (et faiblement structurées) qu'*Epilobium hirsutum*;

• un groupement d'eau avec *Polygonum hydropiper* (FIG. 3, groupement C);

Source : MNHN

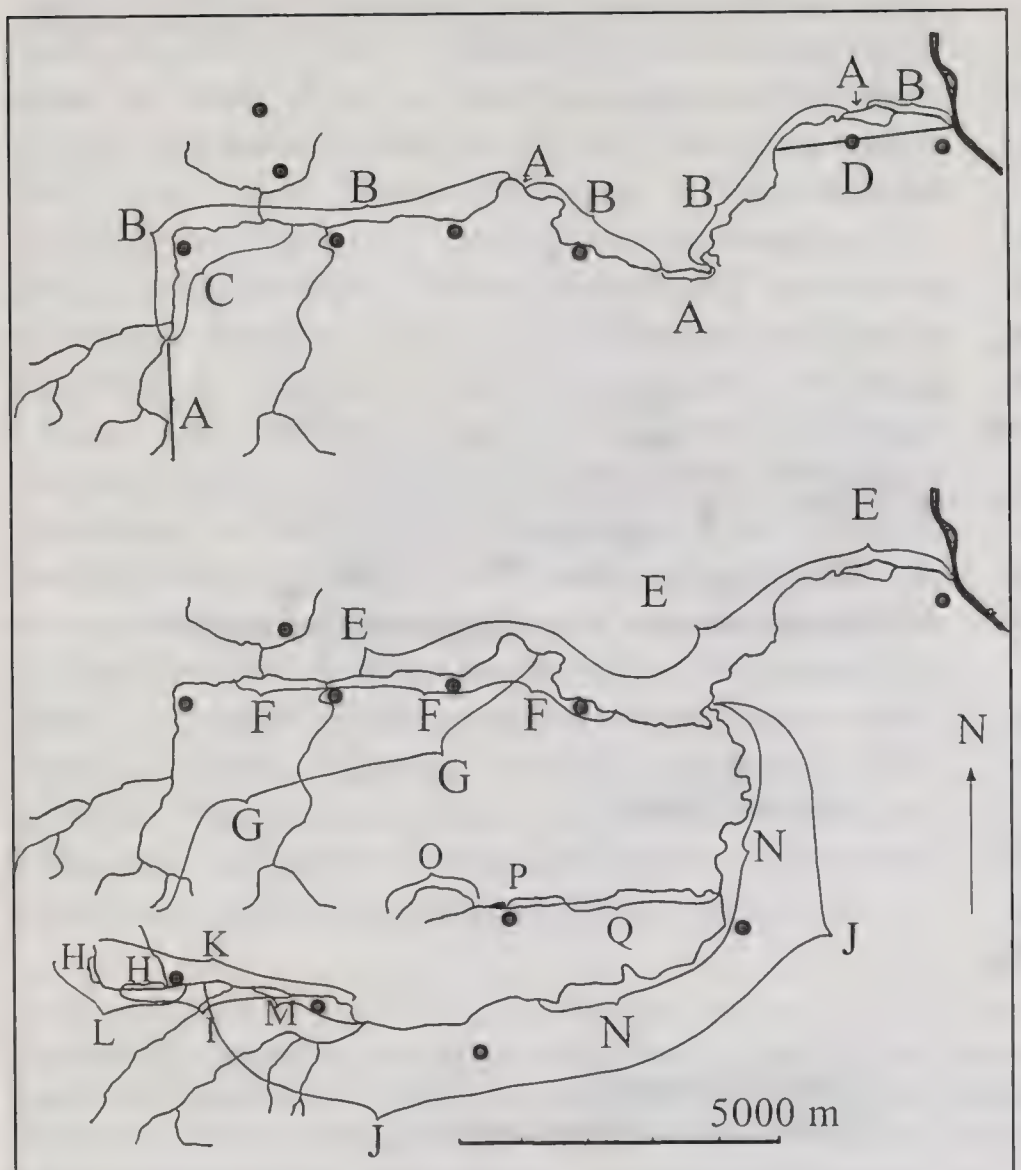


FIG. 3.– Groupements dans les trois principaux ruisseaux. A : avec *Deschampsia cespitosa* et *Angelica sylvestris*. B : avec algues filamenteuses et *Epilobium hirsutum* . C : avec *Polygonum hydropiper*. D : avec *Rorippa amphibia*. E : *Fontinalis antipyretica*. F : avec *Potamogeton crispus* et *Veronica anagallis-aquatica*. G : avec *Glyceria notata* et *Sparganium erectum*. H : avec *Mentha arvensis*. I : avec *Bidens tripartita*. J : avec algues filamenteuses, *Filipendula ulmaria* et *Scrophularia umbrosa*. K : avec *Alopecurus geniculatus*. L : avec *Veronica beccabunga*. M : communauté fortement eutrophisée. N : avec *Fontinalis antipyretica* et *Ranunculus fluitans*. O : avec *Epilobium obscurum*. P : avec *Lemna minor* et *Sparganium erectum*. Q : avec *Alnus glutinosa* et *Glyceria notata*.

Groupings in the main three streams. A: with Deschampsia cespitosa *and* Angelica sylvestris. *B: with blanket weed and* Epilobium hirsutum. *C: with* Polygonum hydropiper. *D: with* Rorippa amphibia. *E: with* Fontinalis antipyretica. *F: with* Potamogeton crispus *and* Veronica anagallis-aquatica. *G: with* Glyceria notata *and* Sparganium erectum. *H: with* Mentha arvensis. *I: with* Bidens tripartita. *J: with blanket weed,* Filipendula ulmaria *and* Scrophularia umbrosa. *K: with* Alopecurus geniculatus. *L: with* Veronica beccabunga. *M: highly eutrophic community. N: with* Fontinalis antipyretica *and* Ranunculus fluitans. *O: with* Epilobium obscurum. *P: with* Lemna minor *and* Sparganium erectum. *Q: with* Alnus glutinosa *and* Glyceria notata.

• un groupement de marge et d'eau à *Rorippa amphibia* (FIG. 3, groupement D) ;

En considérant le tableau 17 x 47 (TAB. III) construit à partir des espèces récoltées uniquement dans l'eau du ruisseau (3 relevés sont vides), l'analyse des correspondances produit deux axes significatifs (les contributions relatives à l'inertie totale pour ces deux premiers axes, sont respectivement de 20,958 % avec P = 0 et de 13,524 % avec P = 0,0012). L'analyse est dominée par *Polygonum hydropiper* (cours supérieur) et *Rorippa amphibia* (cours inférieur). *Fontinalis antipyretica* est aussi mis en évidence. L'espèce devient commune à 9,5 kilomètres de la source et le reste ensuite jusqu'à l'embouchure ; elle est généralement fixée aux blocs rocheux. Une analyse non métrique multidimensionnelle à deux dimensions, révèle deux espèces : *Potamogeton crispus* et *Veronica anagallis-aquatica* (forme d'eau). Deux groupements sont définis :

• un groupement aquatique à *Fontinalis antipyretica* (FIG. 3, groupement E) ; *Ranunculus fluitans* est une autre caractéristique exclusive mais moins fréquente ;

• un groupement aquatique défini par deux espèces préférentielles : *Potamogeton crispus* et *Veronica anagallis-aquatica* dans sa forme d'eau (FIG. 3, groupement F) ; *Nasturtium officinale* est commun dans l'eau et sur la marge ;

Une autre échelle de description apporte des informations. En groupant les ensembles de cinq relevés contigus en blocs, on construit un tableau 32 espèces x 10 blocs (TAB. IV) qui est soumis aux mêmes analyses multivariées. Le ruisseau est maintenant séparé en deux avec un groupement d'eau, marge et berge à *Glyceria notata* et *Sparganium erectum* (moins fréquent) dans la moitié supérieure du cours (Fig. 3, groupement G).

Le tableau 75 x 50 avec les variables du milieu est aussi analysé, en suivant la même méthode que pour les espèces, c'est-à-dire : l'analyse de la dispersion, l'analyse des correspondances, la création de nouveaux tableaux. Il en sort un tableau 14 x 50 qui est ajouté au tableau des espèces. Le tableau 27 x 50 (TAB. II) ainsi formé est soumis à l'analyse des correspondances. L'intensité lumineuse, le type de vallée, la géologie et la largeur du ruisseau sont les variables écologiques dont la dispersion se superpose à celle des espèces (FIG. 4).

En vue de vérifier si les résultats de l'analyse sont influencés par la taille du tableau, nous avons analysé séparément l'ensemble des 35 relevés supérieurs jusqu'à la confluence avec l'affluent principal (le

Source : MNHN

TABLEAU III.– Hydrophytes ou hélophytes structurés et présents dans le milieu aquatique des 50 relevés de la Molignée (trois sont vides).

Structured hydrophytes and helophytes present in the aquatic environment of the Molignée 50 relevés (three are empty).

Agrostis stolonifera	1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
Algues filamenteuses	0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0
Apium nodiflorum	0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Callitriche platycarpa	0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Fontinalis antipyretica	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 1 1
Glyceria notata	0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Lemna minor	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1
Myosotis scorpioides	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0
Nasturtium officinale	0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Phalaris arundinacea	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
Polygonum hydropiper	0 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Potamogeton berchtoldii	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
Potamogeton crispus	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0
Ranunculus fluitans	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0
Rorippa amphibia	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 1
Sparganium erectum	0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Veronica anagallis-aquatica	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

TABLEAU IV.– Fréquences (de 0 à 5) des espèces structurées dans les 10 blocs de 5 relevés dans la Molignée, depuis la source (colonne de gauche) jusqu'à l'embouchure (colonne de droite). La variable floristique est suivie de **e**, **m** ou non suivie suivant que la variable est considérée uniquement dans l'**e**au, sur la **m**arge ou dans n'importe quelle position par rapport au milieu aquatique.

Frequencies (from 0 to 5) of the structured species in the 10 five-relevés blocks in the Molignée, from the source (left column) to the mouth (right column). The floristic variable is followed with **e**, **m** *or not followed, depending on whether the variable is considered only in water, on the edge or in any position related to the aquatic environment.*

Agrostis stolonifera **e**	1	4	5	3	3	3	5	1	1	0
Alnus incana	1	0	1	3	3	2	0	2	1	0
Angelica sylvestris **m**	3	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Arctium nemorosum	0	0	0	1	3	2	4	3	1	1
Athyrium filix-femina	4	1	0	3	1	2	3	3	4	2
Bidens tripartita	0	2	5	1	2	2	1	0	1	0
Callitriche platycarpa **e**	0	2	4	4	4	1	0	0	0	0
Calystegia sepium	0	1	3	4	3	1	4	3	4	3
Cirsium palustre	5	1	0	2	2	2	5	3	2	4
Deschampsia cespitosa	5	1	0	0	1	0	2	0	0	0
Dipsacus pilosus	0	0	0	0	2	4	5	5	2	3
Epilobium roseum	0	1	3	4	5	4	5	5	2	4
Eupatorium cannabinum	0	0	0	0	1	1	2	5	4	4
Fontinalis antipyretica **e**	0	0	1	2	5	5	3	5	4	4
Glyceria notata	4	5	5	2	1	4	2	0	1	0
Juncus effusus	4	3	2	1	0	0	1	0	1	1
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	1	5	3	5
Myosoton aquaticum	0	1	1	2	2	4	5	4	1	0
Nasturtium officinale	0	1	5	4	5	5	3	1	0	0
Petasites hybridus	0	1	1	5	4	2	2	5	0	0
Polygonum hydropiper **e**	1	4	5	0	0	0	0	0	0	0
Potamogeton crispus **e**	0	0	0	2	3	5	2	1	0	1
Ranunculus fluitans **e**	0	0	0	0	5	4	1	5	2	0
Ribes rubrum	1	0	0	1	2	1	1	3	5	3
Rumex conglomeratus	1	4	4	4	3	5	5	4	2	1
Rumex sanguineus	1	0	0	1	2	2	1	4	3	5
Scirpus sylvaticus	3	2	0	1	0	1	0	0	1	1
Sparganium erectum	1	4	4	3	1	1	0	0	0	0
Stellaria nemorum	0	0	0	0	2	5	4	4	2	2
Symphytum officinale	0	0	0	0	2	2	4	5	4	3
Valeriana repens	1	1	0	1	1	2	1	3	3	3
Veronica anagallis-aquatica **e**	0	0	3	3	4	2	0	1	0	0

Flavion) et un tableau de 45 relevés sans les cinq relevés supérieurs qui sont fort différents du reste du cours. Avec les 35 relevés supérieurs, aucun nouveau groupement n'est défini ; la différence apparaît dans la définition des espèces caractéristiques : les deux espèces caractéristiques, pour le groupement situé près de la source, sont maintenant *Deschampsia cespitosa* et *Galium palustre* au lieu de *Deschampsia cespitosa* et *Angelica sylvestris*. Le tableau des 45 relevés inférieurs n'apporte aucune nouvelle information phytosociologique.

LE RUISSEAU DE FLAVION

La végétation du lit mineur de ce ruisseau a été décrite au moyen d'un ensemble de 36 relevés de 500 mètres de long. 96 espèces ont été recensées.

Près de la source, l'eau est très douce, avec une dureté totale de 53,8 mg/l $CaCO_3$, sans quantités mesurables de nitrates ou d'ammonium. Mais en entrant dans le village de Corenne (FIG. 1), le ruisselet reçoit un affluent très pollué. Les niveaux de nitrates et d'ammonium augmentent brusquement (25 à 50 mg/l NO_3^-, 3 à 5 mg/l NH_4^+). La dureté totale augmente progressivement et reste ensuite assez stable à partir du cinquième kilomètre (~ 350 mg/l $CaCO_3$). Après Corenne, la concentration en NH_4^+ décroît rapidement et n'est plus mesurable ensuite. La concentration en nitrates, quant à elle, reste assez constante (~ 25 mg/l). Il est facile de lier la présence *d'Epilobium obscurum* à une eau douce et non polluée et les présences de *Polygonum hydropiper,* de *Potamogeton crispus* et d'*Elodea nuttallii* à la zone la plus polluée.

Un tableau de dimension 48 (variables floristiques) x 36 (relevés) a été analysé. L'analyse des correspondances de ce tableau produit quatre axes significatifs (les contri-

Source : MNHN

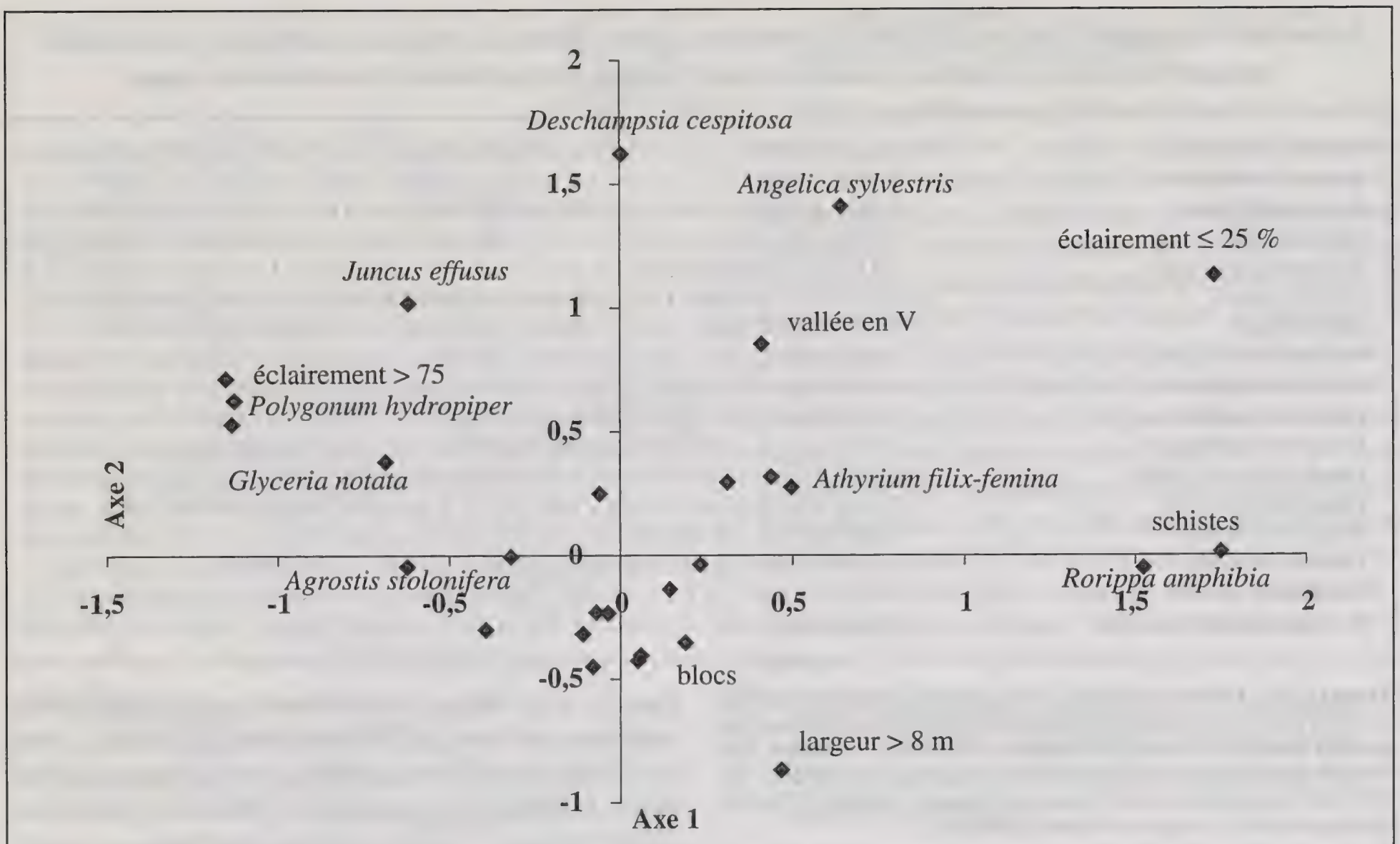


FIG. 4.– Analyse des correspondances du tableau 13 espèces et 14 variables écologiques x 50 relevés de la Molignée. Seules les variables significatives sont présentées.

Correspondence analysis of a Molignée 13 species and 14 environmental variables x 50 relevés table. Only the significant variables are presented.

TABLEAU V.– Dispersion des espèces sélectionnées après les analyses des motifs de dispersion et des correspondances et dispersion des variables de l'environnement sélectionnées par la même procédure que pour les variables floristiques, depuis la source (colonne de gauche) jusqu'à l'embouchure (colonne de droite), dans les 36 relevés du ruisseau de Flavion. *Alnus glutinosa* suivi de **a** signifie que seules les abondances supérieures à 1 (dans une échelle de 1 à 5) sont considérées. Les relevés 2 et 5 ne contiennent aucune des six variables floristiques du tableau.

Dispersion of selected species after pattern analysis and correspondence analysis and dispersion of environmental variables selected with the same procedure as for the floristic variables, from the source (left column) to the mouth, in the 36 relevés of the river Flavion. Alnus glutinosa *followed with* ***a*** *means that only the abundances higher than 1 (in a 1-5 scale) are considered. The relevés 2 and 5 do not contain any of the six floristic variables of the table.*

| | | |

butions relatives à l'inertie totale pour ces quatre premiers axes, sont respectivement de 21,103 % avec P = 0, de 11,022 % avec P = 0, de 8,467 % avec P = 0,0042 et de 7,851 % avec P = 0,0008). Six variables floristiques ont des contributions relatives significatives sur au moins un des quatre axes. En conséquence, un nouveau tableau de relevés 6 x 34 (les relevés 2 et 5 sont vides et éliminés du tableau) est soumis aux diverses analyses multivariées. Une fois de plus, les divers résultats concordent et trois groupements sont définis :

• un groupement de berge et marge à *Mentha arvensis* (FIG. 3, groupement H) ; *Epilobium obscurum* est une espèce préférentielle ;

• un groupement de berge et marge à *Bidens tripartita* (FIG. 3, groupement I) ;

• un groupement d'eau, marge et berge avec la superposition d'une couverture d'algues filamenteuses, de *Filipendula ulmaria* et de *Scrophularia umbrosa* (FIG. 3, groupement J) ; *Alnus glutinosa, Alnus incana, Epilobium roseum, Fraxinus excelsior, Iris pseudacorus, Mentha aquatica, Myosotis scorpioides, Myosoton aquaticum, Nasturtium officinale, Phalaris arundinacea, Rumex conglomeratus* et *Solanum dulcamara* sont soit des espèces exclusives soit des espèces très communes dans ce groupement.

Dans le tableau mixte mélangeant les espèces et les facteurs de l'environnement (TAB. V), soumis à l'analyse des correspondances, la largeur du ruisseau, la géologie, l'intensité lumineuse, la pente et la profondeur maximum sont les seuls facteurs de l'environnement présentant des contributions relatives significatives.

Les analyses d'un tableau 25 espèces x 18 blocs (1 bloc = 2 relevés) ne produit qu'un seul axe significatif et révèle un groupement à *Alopecurus geniculatus* "marge et berge" et *Glyceria notata* "eau" (FIG. 3, groupement K).

En considérant le tableau 17 x 36 (Tableau VI) formé des espèces recensées dans l'eau, trois autres groupements sont définis :

• un groupement à *Veronica beccabunga* (FIG. 3, groupement L), avec une eau claire et peu minéralisée ;

• une communauté (FIG. 3, groupement M) caractérisée par des agrégats en écaille (selon GOUNOT, 1969) avec *Elodea nuttallii, Potamogeton crispus, Mentha aquatica, Phalaris arundinacea, Polygonum hydropiper* et *Veronica anagallis-aquatica* (formes d'eau) ; elle est liée aux fortes concentrations en ammonium et nitrates observées après le village de Corenne ;

• un groupement à *Fontinalis antipyretica* (FIG. 3, groupement N) comme dans la Molignée ; *Ranunculus fluitans* est une autre espèce caractéristique mais moins fréquente.

LE RUISSEAU DE FTROÛLE

69 espèces ont été récoltées dans les 11 relevés. Avec les mêmes techniques, trois groupements sont décrits :

• un groupement à *Epilobium obscurum* (FIG. 3, groupement O) ; le ruisselet près de la source est étroit, la pente est importante, généralement entre 2,1 et 3 % ; il est bordé de conifères, de bois de feuillus ou de pâtures avec des arbres tout le long ; la profondeur maximum est inférieure à 10 cm ; *Achillea ptarmica* est une espèce préférentielle ;

• un groupement à *Lemna minor* et *Sparganium erectum* "abondant" (FIG. 3, groupement P) ; la pente est plus faible, entre 1,1 et 2 % ; le ruisselet est bordé principalement par des pâtures et bien éclairé ; la pente est irrégulière et le ruisselet présente une alternance de zones à courant rapide et d'autres très calmes ;

• un groupement de berge à *Alnus glutinosa* "abondant" et *Glyceria notata* (FIG. 3, groupement Q) ; *Athyrium filix-femina* et *Carex remota* sont aussi des espèces caractéristiques exclusives. La largeur du lit est supérieure à 1 m et le ruisseau est bordé de bois de feuillus ou seulement ombragé par une berge boisée ; la profondeur maximale est souvent supérieure à 10 cm avec des cailloux sur le fond dans les zones à courant rapide.

Près de la source, la concentration en nitrates est élevée, environ 50 mg/l, ce qui peut s'expliquer par la proximité de cultures de céréales ou de maïs. Déjà 1,5 kilomètre plus loin, le niveau est moindre (~ 25 mg/l) ; l'ammonium est présent, avec une concentration comprise entre 0 et 0,5 mg/l. Dans le cours inférieur, sa concentration n'est plus mesurable et celle en nitrates est faible (~ 10 mg/l). La dureté totale est égale ou supérieure à 196 mg/l $CaCO_3$.

LES TÊTES DE RUISSEAU

La première étape consiste à étudier les têtes de ruisseau une à une. Les cours sont étroits et il suffit de noter la présence ou l'abondance de l'espèce ; l'eau, la marge et la berge se confondent souvent. Les motifs de dispersion ont été estimés visuellement à cause du petit nombre de relevés dans chaque tableau (entre 1 et 18). La seconde étape consiste à comparer les ruisselets entre eux. A l'échelle du relevé, seulement un nombre limité de groupements a pu être défini, ce qui s'explique soit par le petit nombre de relevés dans certaines têtes de

Source : MNHN

ruisseau, soit par l'absence d'axes ou d'espèces significatives dans l'analyse des correspondances. Les groupements suivants sont décrits (FIG. 5A) :

• un groupement à *Carex remota* et *Epilobium obscurum* (FIG. 5A, groupement a) ; *Juncus effusus, Mentha arvensis, Salix caprea, Solanum dulcamara* sont localement caractéristiques ;

• un groupement à *Chrysosplenium oppositifolium* (Fig. 5A, groupement b) ;

• une communauté à *Epilobium obscurum, Galium palustre, Polygonum hydropiper, Ranunculus repens, Scrophularia umbrosa* et *Veronica beccabunga* comme espèces localement exclusives (FIG. 5A, groupement c) ;

• un groupement à *Athyrium filix-femina* (FIG. 5A, groupement d) ; *Alnus glutinosa* "abondant" est une espèce préférentielle ;

• un groupement à *Juncus effusus* (FIG. 5A, groupement e) ; *Calystegia sepium, Cirsium palustre, Galium uliginosum* et *Salix aurita* sont aussi caractéristiques de ce groupement mais moins fréquents ;

• un groupement à *Cardamine amara* (FIG. 5A, groupement f) ;

• un groupement à *Athyrium filix-femina* et *Carex remota* (FIG. 5A, groupement g).

La plupart de ces groupements se trouvent dans des massifs boisés. Peu de groupements ont été définis en dehors de ces massifs, parce que l'impact humain devient prépondérant, sous forme de cultures ou pâturage, ce qui détruit les motifs de dispersion des espèces.

Un tableau 83 x 16 a été construit avec les 16 têtes de ruisseau, sans les espèces rares. C'est la fréquence relative des espèces qui est maintenant prise en considération, selon une échelle de 0 à 5. Les ruisselets sont identifiés par un numéro compris entre 6004 et 6024 (FIG. 5B), ces numéros ont été repris dans l'atlas officiel de l'Administration provinciale. L'analyse des correspondances donne deux axes significatifs (Les contributions relatives à l'inertie totale, pour ces deux premiers axes, sont respectivement de 24,656 % avec P = 0 et de 17,921 % avec P = 0). L'axe 1 sépare le ruisselet 6018 des autres : c'est une sorte d'égout traversant le village de Furnaux, avec des teneurs élevées en nitrates (~ 75 mg/l) et ammonium (~ 2 mg/l) ; la dureté totale est aussi élevée (~ 445 mg/l $CaCO_3$) ; la couverture

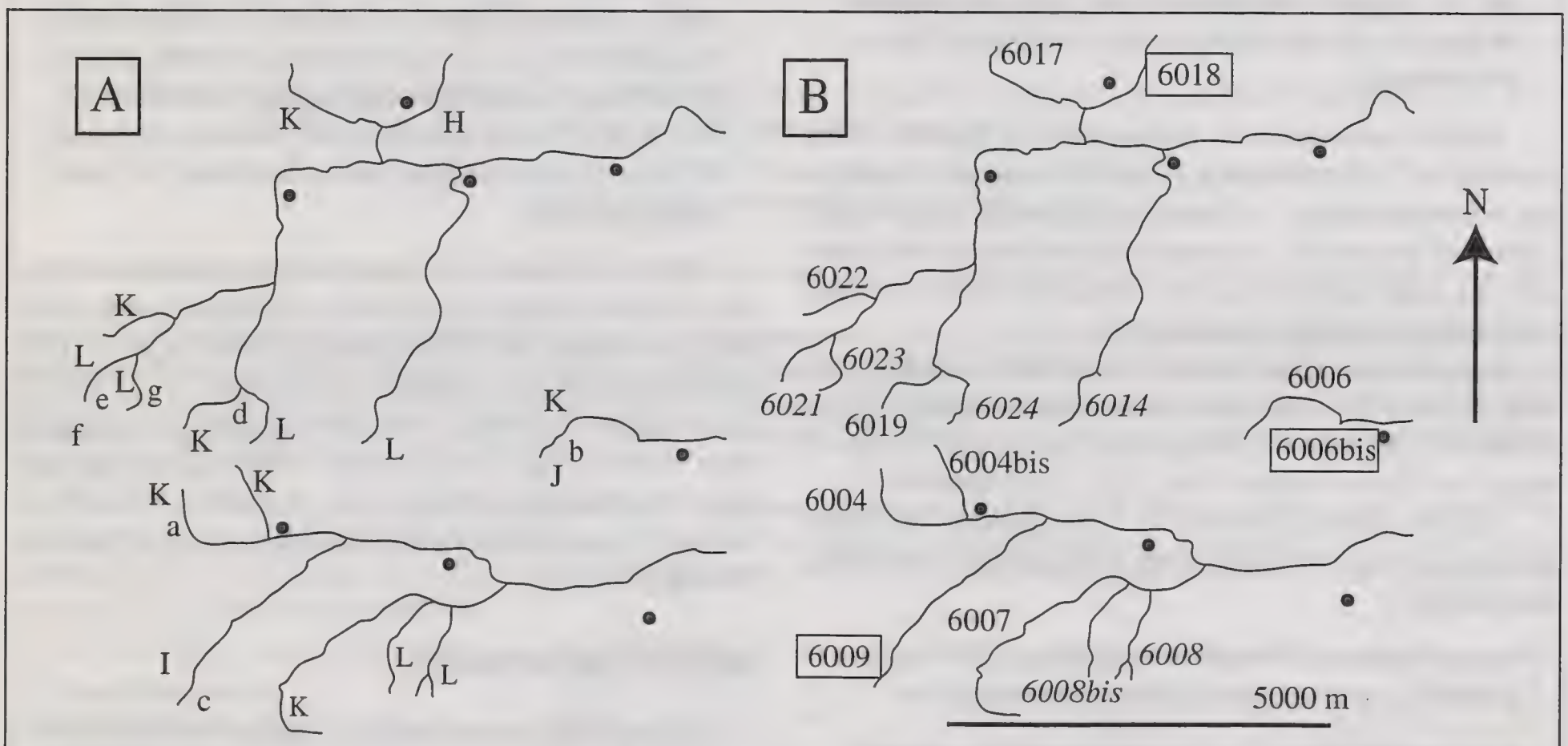


FIG. 5.– A. Groupements de têtes de ruisseaux. a : avec *Carex remota* et *Epilobium obscurum*. b : avec *Chrysosplenium oppositifolium*. c : avec *Epilobium obscurum* et *Galium palustre*. d : avec *Athyrium filix-femina*. e : avec *Juncus effusus*. f : avec *Cardamine amara*. g : avec *Athyrium filix-femina* et *Carex remota*. H : ruisselet pollué. I : ruisselet Saint Michel. J : prairie marécageuse. K : groupements de lumière à *Apium nodiflorum* et *Glyceria notata*. L : groupements de forêt. **B.** Les ruisselets sont identifiés par des numéros compris entre 6004 et 6024.

***A.** Headwater stream groupings. a: with* Carex remota *and* Epilobium obscurum. *b: with* Chrysosplenium oppositifolium. *c: with* Epilobium obscurum *and* Galium palustre. *d: with* Athyrium filix-femina. *e: with* Juncus effusus. *f: with* Cardamine amara. *g: with* Athyrium filix-femina *and* Carex remota. *H: polluted stream. I: Saint Michel stream. J: swamp. K: unshaded grouping with* Apium nodiflorum *and* Glyceria notata. *L: forest groupings.* ***B.** The small streams are identified with numbers comprised between 6004 and 6024.*

Source : MNHN

TABLEAU VI.– Hydrophytes ou hélophytes structurés et présents dans le milieu aquatique des 36 relevés du ruisseau de Flavion, depuis la source (première colonne de gauche) à la source (dernière colonne de droite).

Structured hydrophytes and helophytes present in the aquatic environment of the Flavion river 36 relevés, from the source (first left column) to the mouth (last right column).

Agrostis stolonifera	0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1
Algues filamenteuses	0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Berula erecta	0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0
Callitriche platycarpa	0 0 0 1 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0
Elodea nuttallii	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Fontinalis antipyretica	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Glyceria notata	1 1 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Mentha aquatica	0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Myosotis scorpioides	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1
Nasturtium officinale	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Phalaris arundinacea	0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0
Polygonum hydropiper	0 0 0 1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Potamogeton berchtoldii	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1
Potamogeton crispus	0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
Ranunculus fluitans	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Veronica anagallis-aquatica	0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
Veronica beccabunga	1 1 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0

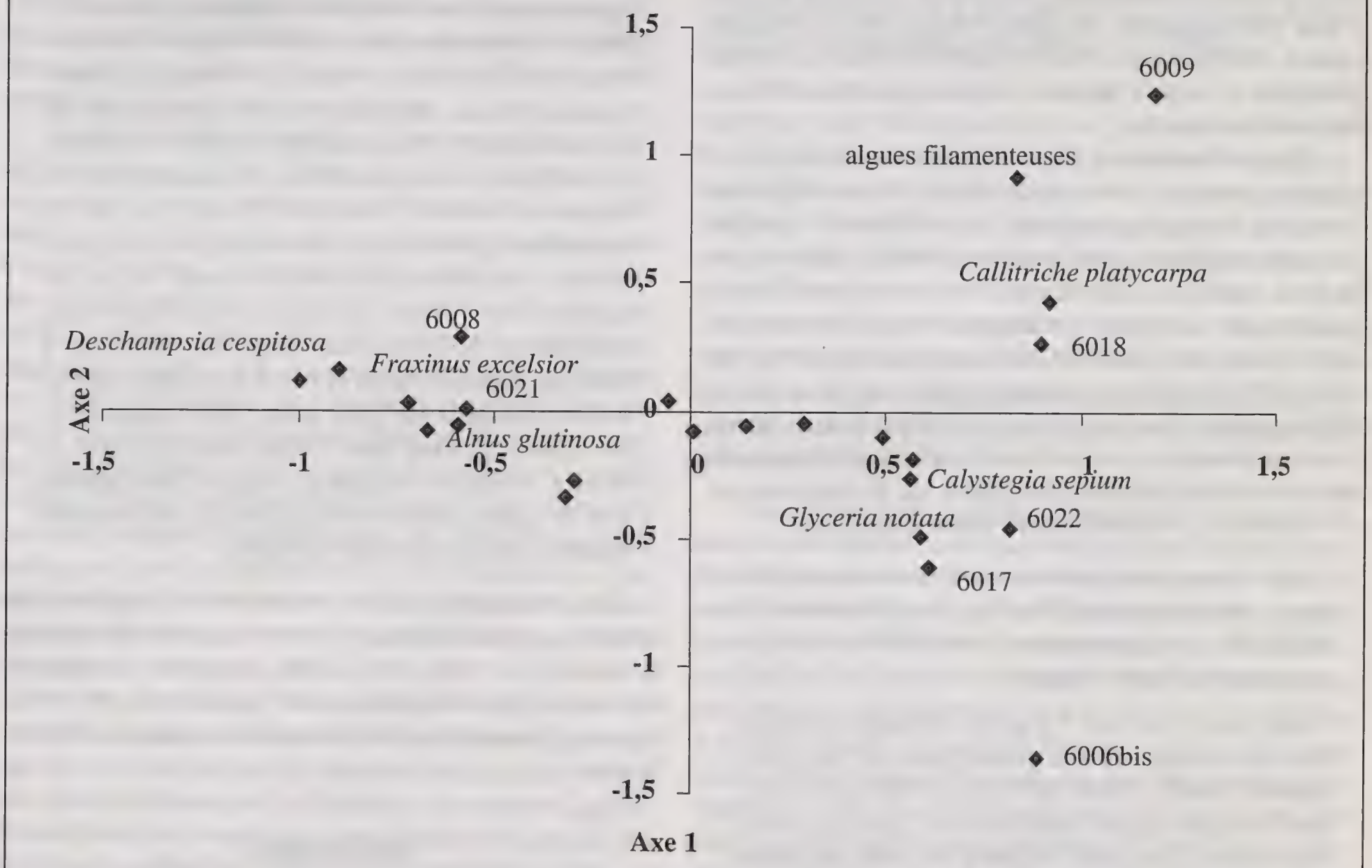


FIG. 6.– Deux premiers axes de l'analyse des correspondances du tableau 8 espèces x 16 têtes de ruisseau (numéros de 4 chiffres).

First two axes of CA of the 8 species x 16 headwater streams (4-digit numbers) table.

Source : MNHN

TABLEAU VII.– Fréquences relatives (échelle de 1 à 5) des espèces sélectionnées après les analyses des motifs de dispersion et des correspondances et présentes dans les 16 têtes de ruisseau.

Relative frequencies (1-5 scale) of the selected species after pattern analysis and correspondence analysis and present in the 16 headstreams.

	6004	6004b	6006	6006b	6007	6008	6008b	6009	6014	6017	6018	6019	6021	6022	6023	6024
Alnus glutinosa	1	1	1	0	1	4	3	0	4	0	0	2	1	0	2	2
Algues filamenteuses	1	0	1	0	1	1	0	2	0	0	3	1	0	0	0	0
Callitriche platycarpa	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	3	0	0	1	0	0
Calystegia sepium	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	3	1	1	2	1	0
Deschampsia cespitosa	0	0	1	0	0	4	1	0	4	0	0	1	2	0	1	2
Fraxinus excelsior	0	1	1	0	0	5	2	0	4	1	0	1	1	0	1	2
Glyceria notata	2	1	2	1	2	0	2	1	0	4	3	2	0	2	1	1
Stachys sylvatica	3	1	0	0	1	3	1	0	1	1	5	1	1	2	1	1

d'algues filamenteuses et des espèces nitrophiles comme *Callitriche platycarpa* et *Veronica anagallis-aquatica* ou *Calystegia sepium* sont abondantes. Avec l'axe 2, les ruisselets 6018 et 6014 sont mis en évidence avec les espèces caractéristiques suivantes : *Alnus glutinosa*, *Carex remota*, *Deschampsia cespitosa* et *Fraxinus excelsior*. L'analyse non métrique multidimentionnelle apporte des informations complémentaires et fait ressortir le ruisselet 6009 qui est très éclairé et partiellement canalisé; certaines espèces y sont plus fréquentes que dans d'autres têtes de ruisseau comme *Carex rostrata, Rumex conglomeratus* et *Scirpus sylvaticus*; il reçoit des eaux d'égout venant d'une base militaire toute proche.

Un nouveau tableau (TAB. VII) est construit avec les 8 espèces présentant des contributions relatives significatives dans l'analyse précédente. Les résultats de l'analyse des correspondances (une seule contribution relative significative, égale à 52,556 % avec P = 0) ont cette fois un grand intérêt sur le plan synthétique (FIG. 6) : les ruisselets 6014, 6008, 6021 et 6024 sont ceux qui traversent des bois; 6009 est éclairé et aménagé; 6018 est très pollué et 6006bis s'étale dans une pâture. Un tableau à deux dimensions est néanmoins présenté car la variable 6009 présente une contribution relative significative sur le deuxième axe (P = 0,0083). Les classifications créent cinq classes :

• trois classes représentées par un seul ruisselet chacune : les ruisselets 6009 (FIG. 5A, groupement I), 6018 (FIG. 5A, groupement H) et 6006bis (FIG. 5A, groupement J) déjà évoqués;

• une classe avec les 7 têtes de ruisseau traversant des sites ouverts sur une grande partie de leur cours (6004, 6004bis, 6006, 6007, 6017, 6019 et 6022) dans lesquels *Apium nodiflorum* et *Glyceria notata* sont communs et plus fréquents que dans les autres classes (FIG. 5A, groupement K). Les autres espèces caractéristiques sont généralement des préférentielles : *Alopecurus geniculatus*, *Juncus articulatus, J. bufonius, Lotus pedunculatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Mentha aquatica*, *M. arvensis*, *Polygonum hydropiper, P. lapathifolium* (exclusive mais peu fréquente), *Rumex conglomeratus*, *Salix caprea* et *Veronica beccabunga*. La dureté totale est en moyenne élevée, la concentration en nitrates variable (entre 0 et 50 mg/l), celle en ammonium est souvent mesurable (jusqu'à 0,5 mg/l);

• une classe avec 6 têtes de ruisseau traversant des massifs boisés ou sites ombragés sur une partie importante de leur cours (6008, 6008bis, 6014, 6021, 6023, 6024) et caractérisés par les espèces sélectives *Alnus glutinosa, Carex remota*, *Deschampsia cespitosa* et *Fraxinus excelsior* (FIG. 5A, groupement L). La dureté totale est assez faible, nettement inférieure à celle de la classe précédente, la concentration en nitrates est variable (entre 0 et 50 mg/l) et celle en ammonium généralement non mesurable. Les autres espèces caractéristiques sélectives mais moins fréquentes sont : *Alnus incana*, *Cardamine amara*, *C. pratensis* et *Lysimachia nemorum*. Parmi ces 6 têtes, les ruisselets 6008 et 6014 sont ceux qui présentent les eaux les plus pures, sans ammonium mesurable et avec une faible concentration en nitrates, inférieure ou égale à 10 mg/l : leurs sources sont éloignées de toute aire cultivée et les ruisselets coulent à travers un massif forestier.

De l'analyse d'un tableau reprenant les 8 espèces déjà exploitées et les variables de l'environnement, on note que la nature de la roche sous-jacente (psammite ou calcaire) n'a aucun effet discriminant dans ce cas; cela est probablement la conséquence d'une incidence humaine prépondérante.

DISCUSSION

Tout d'abord, on peut se demander ce qu'apporte notre technique de collecte de données par rapport à la technique la plus répandue, qui consiste à décrire des relevés de surface restreinte, séparés les uns des autres par des

Source : MNHN

espaces relativement importants ? Avec des relevés séparés, localisés de manière plus ou moins aléatoire, la dispersion statistique des végétaux n'est observable qu'à une seule échelle (ou taille de relevé) puisqu'il est impossible de construire des blocs. Le sous-échantillonnage améliore les résultats sans que ceux-ci soient satisfaisants sur le plan purement statistique. La description de la végétation par relevés contigus autorise l'approche statistique à plusieurs échelles, avec des tailles de bloc croissantes. Par exemple dans la Molignée, nous avons définis quatre groupements (groupement à *Deschampsia cespitosa* et *Angelica sylvestris*, groupement à algues filamenteuses et *Epilobium hirsutum*, groupement à *Polygonum hydropiper* et un groupement à *Rorippa amphibia*) avec des tailles de relevés de 500 mètres de long, à partir du tableau 13 x 50 ; deux autres groupements (groupement à *Fontinalis antipyretica* et groupement à *Potamogeton crispus* et *Veronica anagallis-aquatica*) sont définis à la même échelle en ne considérant que les espèces aquatiques ; un autre groupement (groupement à *Glyceria notata* et *Sparganium erectum*) apparaît avec des blocs de cinq relevés (2 500 mètres de long), donc à partir d'un tableau de 10 colonnes. Il n'y a aucune relation hiérarchique entre les groupements définis à des échelles différentes et se recouvrant partiellement. Avec une autre technique, il serait difficile de comprendre cette structure de la végétation.

Le fait de noter la position de chaque espèce par rapport au niveau de l'eau s'avère utile. Si certaines espèces présentent la même dispersion, quelle que soit la position relative dans le lit mineur, il n'en va pas de même pour d'autres. En effet, certaines espèces sont non structurées ou très largement dispersées si seulement leur présence, toutes positions confondues, est notée. Au contraire, la dispersion d'une seule position est souvent nettement structurée. Par exemple, en relevant la présence d'espèces vivant dans l'eau, fixées sur le fond, on observe une dispersion structurée pour *Agrostis stolonifera, Glyceria notata, Polygonum hydropiper, Veronica beccabunga* et *Veronica anagallis-aquatica* alors que leurs dispersions toutes positions confondues sont moins structurées, voire non structurées. Pour d'autres espèces, seule la dispersion du statut "abondance" est structurée comme pour *Alnus glutinosa*.

Le fait de mélanger des variables écologiques et des variables floristiques dans un même tableau nous apprend que seul un petit nombre de variables écologiques montre une correspondance avec la dispersion des espèces. Le fait d'enregistrer de nombreux paramètres écologiques est donc surtout utile d'un point de vue purement descriptif.

L'utilisation de tests par permutation apporte des réponses aux questions suivantes : (1) Quelles sont les espèces structurées, c'est-à-dire celles qui sont susceptibles d'être considérées par la suite comme des espèces caractéristiques ? (2) Combien d'axes dans l'analyse des correspondances sont-ils significatifs et parmi ces axes, quelles sont les espèces qui présentent des contributions relatives significatives ? (3) Quelles sont les espèces caractéristiques ? Nous répondons comme suit :

(1) Par exemple le tableau de relevés originel de la Molignée présente 349 lignes (106 espèces, beaucoup d'entre elles étant représentées par plusieurs variables). 53 lignes parmi celles présentant un motif de dispersion statistiquement significatif sont intégrées dans les analyses multivariées. Quand plusieurs lignes d'une même espèce sont statistiquement structurées, seule celle qui est la plus intensément structurée est retenue. Pour beaucoup d'espèces, c'est la variable correspondant à la présence de l'espèce dans l'ensemble du lit mineur, quelle que soit sa position par rapport au plan d'eau, qui est retenue.

(2) Le nombre d'axes significatifs dans l'analyse des correspondances est réduit, souvent 3 or 4 pour les grands tableaux et 1 ou pas du tout pour les petits. Ce nombre d'axes est à mettre en relation avec le nombre et l'intensité des motifs de dispersion monospécifiques. Cela renforce l'idée que la mise au point de techniques de collecte de données conduisant à une perception correcte de ces motifs est fondamentale pour décrire la végétation.

(3) La valeur $\alpha = 0{,}05$ comme risque de première espèce ne peut être considérée avec trop de rigidité dans les analyses multivariées puisque le nombre de permutations utilisé est de 5 000. Un nombre plus élevé aurait demandé un temps de calcul beaucoup trop long, surtout pour les plus grands tableaux. Certaines espèces, dont la proportion de contributions relatives supérieures à la contribution relative du tableau originel était légèrement supérieure à 0,05, ont aussi été retenues. Pour une utilisation automatique de ce risque α, un plus grand nombre de permutations serait nécessaire, de l'ordre de 100 000 probablement.

Les tableaux de relevés ont donc été soumis à une analyse des données, associant des tests statistiques à deux étapes importantes. L'ensemble peut paraître lourd à mettre en œuvre mais il apporte beaucoup plus d'informations que beaucoup de traitements classiques comprenant une analyse multivariée d'un tableau brut qui apporte des résultats souvent décevants ; cette façon de procéder a d'ailleurs donné naissance à diverses variantes des analyses multivariées classiques, en vue de corriger, par exemple, l'effet fer à cheval. Beaucoup trop souvent, les analyses multivariées nous semblent utilisées pour confirmer les impressions perçues lors de la collecte de données. Nous estimons que ce n'est pas la technique mathématique qui est en cause mais bien la manière dont elle est utilisée. Dans une analyse multiscalaire comme celle présentée dans ce texte, le traitement statistique n'est plus seulement cette technique qui rassure par son aspect rigoureux mais

Source : MNHN

il devient un véritable outil d'analyse approfondie et de réflexion.

Dans d'autres bassins hydrographiques étudiés avec des techniques comparables (BOUXIN & LE BOULENGÉ, 1983 ; BOUXIN, 1987b, 1991b, 1994b), plusieurs groupements identiques ont été identifiés dans deux ou plusieurs bassins comme le groupement à *Apium nodiflorum* et *Glyceria notata,* le groupement à *Fontinalis antipyretica* et *Ranunculus fluitans,* le groupement d'algues filamenteuses, le groupement à *Carex remota* et *Deschampsia cespitosa* (avec aussi *Alnus glutinosa*), le groupement à *Carex remota* et *Epilobium obscurum*, le groupement à *Athyrium filix-femina* ; le groupement à *Cardamine amara*, le groupement à *Juncus effusus.* Toutefois, beaucoup d'autres groupements n'ont été observés que dans un seul bassin. On doit se demander pourquoi les végétations de bassins voisins sont si différentes, même si ceux-ci présentent des conditions de milieu comparables. La différence provient peut-être en partie d'une utilisation différente des ruisseaux au cours du temps. Chaque bassin hydrographique semble donc unique et demande une description détaillée ; il semble délicat d'extrapoler les conclusions de l'un vers l'autre. Des observations rapides dans plusieurs autres bassins versants du Condroz (observations non publiées) renforcent cette opinion.

Quels liens pouvons-nous tisser avec les résultats obtenus avec d'autres techniques, comme celle de BRAUN-BLANQUET, ou encore celle des groupes écologiques. La comparaison est délicate et limitée puisque les techniques de collecte des données sont fort différentes (WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1973 ; BOURNÉRIAS, 1979 ; NOIRFALISE, 1984 ; DULIERE *et al.*, 1995 ; DURIN *et al.*, 1996 et OBERDORFER, 1998) ! Une brève comparaison est néanmoins proposée puisque beaucoup de travaux utilisent la technique de BRAUN-BLANQUET. On trouve facilement que les groupements des ruisselets en sous-bois, à proximité des sources correspondent assez bien à l'aulnaie riveraine à *Carex remota* et *Cardamine amara* (*Carici remotae Alnetum,* alliance de l'*Alnion*) décrite par NOIRFALISE (1984). Dans la Molignée, le groupement occupant une partie de l'eau, la marge et la berge dans lequel se côtoient partiellement les algues filamenteuses et *Epilobium hirsutum* ou encore, le groupement de fond de vallée à *Rorippa amphibia* se rattachent assez facilement à l'alliance du *Sparganio-Glycerion fluitantis* (OBERDORFER, 1998) avec, par places, des marges de ruisseau appartenant au *Glycerietum plicatae* et d'autres au *Catabrosetum aquaticae*. La végétation aquatique de la Molignée correspond au *Ranunculion fluitantis* (OBERDORFER, 1998) ; on y retrouve différentes espèces dans leur forme "*submersum*" (comme *Agrostis stolonifera, Mentha aquatica, Myosotis scorpioides, Nasturtium officinale, Phalaris arundinacea, Polygonum hydropiper* et *Veronica anagallis-aquatica*) sans qu'il soit possible de rattacher un de nos groupements à une association précise. Toutefois, certaines portions de ruisseau appartiennent clairement au *Ranunculetum fluitantis* et d'autres au *Callitrichetum obtusangulae*. Les groupements décrits dans le ruisseau de Flavion présentent des liens avec le *Bidention*, le *Sparganio-Glycerion fluitantis* et le *Ranunculion fluitantis*. Dans le système des groupes écologiques des forêts wallonnes, trois sont bien représentés (DULIERE *et al.*, 1995) :

- groupe des hygrophytes des sols à régime hydrique alternatif avec *Carex remota, Deschampsia cespitosa, Juncus effusus* et *Lysimachia nemorum* ;
- groupe de l'anmoor calcique-hydromull avec *Alnus gluitnosa, Angelica sylvestris, Filipendula ulmaria, Galium palustre, Ranunculus repens, Rumex sanguineus, Stellaria nemorum* et *Valeriana repens* ;
- groupe fontinal des milieux eu-mésotrophes avec *Cardamine amara, Chrysosplenium oppositifolium* et *Scirpus sylvaticus*.

Chaque groupement est cartographié et à partir du moment où il a été décrit, il est possible, par un retour rapide sur le terrain, de trouver ses limites précises en se basant sur la dispersion des espèces caractéristiques. Le fait d'utiliser de très grands relevés semble donc un inconvénient mineur, puisque l'imprécision que cela entraîne est facilement et rapidement comblée par l'observation de terrain.

Cette étude sert aussi à évaluer d'éventuels changements dans la végétation. Depuis 1991, d'importantes modifications ont été observées dans deux têtes de ruisseau : les arbres bordant les 500 premiers mètres du ruisselet 6004 à Corenne ont été coupés durant l'hiver 1995-1996 et les communautés végétales ont changé avec l'apparition d'espèces héliophiles comme *Scirpus setaceus* ; les cultures viennent maintenant jusqu'au sommet de la berge et il n'y a plus aucun espace tampon entre celles-ci et le ruisselet. Dans un second, les pâtures ont été remplacées par des cultures et le ruisselet qui serpentait a été comblé pour permettre le passage du lourd charroi agricole et l'eau déviée dans un fossé latéral sans aucune diversité. La qualité de l'eau se trouve donc menacée.

Ce genre d'étude donne des résultats habituels en ce qui concerne les relations végétation-milieu mais il peut servir de point de départ pour des études plus approfondies portant notamment sur l'établissement d'indices macrophytiques (DANIEL & HAURY, 1996) en vue d'évaluer la qualité des eaux. Il paraît toutefois difficile, pour certaines espèces du moins, de généraliser d'un bassin hydrographique à un autre, chaque bassin constituant une sorte d'îlot, avec sa propre histoire et peut-être ses propres populations génétiques. Il ne faudrait donc pas utiliser des indices macrophytiques dans un bassin versant avant d'en avoir fait une étude approfondie. Dans l'état actuel de la connaissance de la végétation des ruisseaux, il me paraît

Source : MNHN

hasardeux d'utiliser un même indice dans différents bassins versants.

Dans des études ultérieures, il paraît utile d'étendre les observations à toutes les espèces de Bryophytes aquatiques et amphibies ainsi qu'aux algues filamenteuses comme le proposent DANIEL & HAURY (1996). Cela ne peut qu'allonger le temps d'observation sur le terrain ou encore le temps consacré à l'identification des espèces mais cela conduirait probablement à une meilleure compréhension des relations végétation-milieu et à mieux discriminer certaines portions de ruisseau, notamment celles traversant des sites boisés souvent pauvres en phanérogames.

Quel que soit le temps consacré à l'étude des bassins hydrographiques, celle-ci s'avère indispensable et urgente puisqu'il est prévu, que dans un avenir proche, la gestion de l'eau se fera, en Europe, en fonction des bassins ou sous-bassins.

REMERCIEMENTS

Ce travail est une partie d'une étude pluridisciplinaire appelée "Projet Molignée" et menée par le Comité scientifique de la Conservation de la Nature et de la Protection des Eaux (a.s.b.l.) ; elle associe la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, les Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix à Namur et des Administrations (Région wallonne, Province de Namur, Ville de Namur). Je remercie tous les membres du Comité scientifique qui ont apporté leur aide et leur soutien à ce travail.
Nous sommes particulièrement reconnaissant au Professeur Jean-Jacques CLAUSTRIAUX (Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Unité de Statistique et Informatique) qui a accepté de relire et commenter la partie "méthodes" de ce travail ainsi qu'au Dr Andrew D.Q. AGNEW (MACHYNLLETH, Wales, United Kingdom) qui a relu et corrigé les textes anglais.

BIBLIOGRAPHIE

BERTHET, P., FEYTMANS, E., STEVENS, D. & GENETTE, A. 1976.– A new divisive method of classification illustrated by its applications to ecological problems. *Proc. 9th Int. Biometrics Conf.*, 2 : 366-382.

BIONDINI, M.E., MIELKE, P.W., Jr. & REDENTE, E.F. 1991.– Permutation techniques based on euclidean analysis spaces : a new and powerful statistical method for ecological research. *Kluwer Academic Publishers. E. Feoli and L. Orlóci (eds.), Computer Assisted Vegetation Analysis* : 221-240.

BOURNÉRIAS, M. 1979.- *Guide des groupements végétaux de la région parisienne. 2e édition.* S.E.D.E.S. Paris : 509 pp.

BOUXIN, G., 1986.– Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation. 1. Les petits tableaux. *Biom.-Praxim.*, 26 : 49-72.

BOUXIN, G. 1987a.– Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation. 2. Les ensembles de tableaux et les grands tableaux. *Biom.-Praxim.*, 27 : 65-97.

BOUXIN, G. 1987b.– La végétation herbacée des ruisselets d'un massif boisé sur roches éodévoniennes, en Belgique. *Colloques phytosociologiques*, XV : 93-106.

BOUXIN, G. 1991a.– *The measurement of horizontal patterns in vegetation : a review and proposals for models.* Computer Assisted Vegetation Analysis (E. FEOLI & L. ORLOCI, eds). Kluwer Academic Publishers : 337-353.

BOUXIN, G. 1991b.– La végétation aquatique et du bord de l'eau dans le bassin hydrographique du Bocq (Condroz, Belgique). *Revue des Sciences de l'Eau,* 4 : 185-210.

BOUXIN, G. 1992.– Permutation and Monte Carlo tests applied to the measurement of horizontal patterns in vegetation. *Biom. Praxim.*, 32 : 115-140.

BOUXIN, G. 1994a.– Bassin hydrographique de la Gelbressée. 2e partie. Analyses des eaux. *Comité scientifique de la Conservation de la Nature et de la Protection des Eaux, a.s.b.l.* : 27-32.

BOUXIN, G. 1994b.– Bassin hydrographique de la Gelbressée. 2e partie. Végétation aquatique et du bord des eaux. *Comité scientifique de la Conservation de la Nature et de la Protection des Eaux, a.s.b.l.* : 33-46.

BOUXIN, G. 1995.– Démarche conduisant à la mise au point d'une technique de description de la végétation. *Acta Botanica Gallica,* 142 : 533-540.

BOUXIN, G. & LE BOULENGÉ, E. 1983.– A phytosociological system based on multiscaled pattern analysis : a first example. *Vegetatio,* 54 : 3-16.

CARBIENER, R. & ORTSCHEIT, A. 1987.– *Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines der gröbten Grundwasser-vorkommens Europas (Oberrheinebebe).* In Miyawaki, A. et al., Vegetation Ecology and Creation of New Environments. Proceed. Intern. Sym. Tokyo. Tokai Univ. Press : 473 pp.

CARBIENER, R., TRÉMOLIERES, M., MERCIER, J.-L. & ORTSCHEIT, A., 1990.– Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, 86 : 71-88.

CHESSEL, D. 1978.– Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. *Biométrie et Ecologie,* 1 : 45-135.

CHESSEL, D. 1981.– The spatial autocorrelation matrix. *Vegetatio*, 46 : 177-180.

CHESSEL, D. & GAUTIER, C. 1984.– *Statistical pattern analysis of a plant population measured by geometric sampling on a limited space.* Handbook of Vegetation Science (KNAPP, R. ed.). Dr. W. JUNK Publishers, 4 : 61-76.

DANIEL, H. & HAURY, J. 1996.– Ecologie des macrophytes aquatiques d'une rivière armoricaine (Le Scorff, Bretagne Sud, France), application à la bioindication. *Ecologie*, 27 : 245-256.

DAUTREBANDE, S., PETIAU, L.-M., VAN HOVE, M. & WILLAM, C. 2000.– Bassin hydrographique de la Molignée. 1re partie. Hydrologie. *Comité scientifique de la Conservation de la Nature et de la Protection des Eaux, a.s.b.l.* : 107-130.

DUBOIS, O., DAOUST, M., MICHA, J.-C. & BOUXIN, G. 2000.– Bassin hydrographique de la Molignée. 1re partie. Chimie des eaux de surface. *Comité scientifique de la Conservation de la Nature et de la Protection des Eaux, a.s.b.l.* : 131-144.

DULIERE, J.-F., TANGHE, M. & MALAISSE, F. 1995.– *Répertoire des groupes écologiques du fichier écologique des essences.* Ministère de la Région wallonne : 319 pp.

DURIN, L., FRANCK, J. & GÉHU, J.-M. 1996.– *Flore illustrée de la région Nord-Pas-de-Calais et des territoires voisins pour la détermination aisée et scientifique des plantes sauvages.* Centre régional de phytosociologie, Bailleul : 340 pp.

FOUCART, T. 1982.– *Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs.* Masson, Paris : 245 pp.

Source : MNHN

GALIANO, E.F., CASTRO, I. & STERLING, A. 1987.– A test for spatial pattern in vegetation using a Monte-Carlo simulation. *J. Ecol.*, 75 : 915-924.

GOUNOT, M. 1969.– *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris : 314 pp.

GRASMUCK, N., HAURY, J., LEGLIZE, L. & MULLER, S. 1995.– Assessment of the bio-indicator capacity of aquatic macrophytes using multivariate analysis. *Hydrobiologia,* 300/301 : 115-122.

GREIG-SMITH, P. 1979.– Pattern in vegetation. *J. Ecol.*, 67 : 755-779.

HASLAM, S.M. 1987.– *River plants of Western Europe. Tle macrophytic vegetation of water courses of the European Economic Community.* Cambridge University Press, Cambridge : 512 pp.

HASLAM, S.M. & MOLITOR, A.M. 1988.– The macrophytic vegetation of the major rivers of Luxembourg. *Bull. Soc. Nat. Luxemb.*, 88 : 3-54.

HASLAM, S.M. & WOLSELEY, P.A. 1981.– *River vegetation : its identification, assessment and management.* Cambridge University Press, Cambridge : 154 pp.

HAURY, J. & MULLER, S. 1991.– Variations écologiques et chorologiques de la végétation macrophytique des rivières acides du Massif armoricain et des Vosges du Nord (France). *Revue des Sciences de l'Eau*, 4 : 463-482.

HAURY, J., PELTRE M.-C., MULLER, S., TRÉMOLIERES, M., BARBE, J., DUTARTRE, A. & GUERLESQUIN, M. 1996.– Des indices macrophytiques pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecologie*, 27 : 233-244.

HENRI, C. P., BORNETTE, G. & AMOROS, C. 1994.– Differential effects of floods on the aquatic vegetation of braided channels of the Rhône River. *J.N. Am. Benthol. Soc.*, 13 : 439-467.

HERR, W., WIEGLEB, G. & TODESKINO, D. 1989.– Veränderungen von Flora und Vegetation in ausgewählten Fliebgewässern Niedersachsens nach vierzig Jahren (1946/1986). *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs*, 18 : 121-144.

HERR, W., TODESKINO, D. & WIEGLEB, G. 1989.– Übersicht über Flora und Vegetation der niedersächsischen Fliebgewässer unter besonderer Berücksichtigung von Naturschutz und Landschaftspflege. *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs*, 18 : 145-283.

KOHLER, A., 1975.- Submerse Makrophyten und ihre Gesellschaften als Indikatoren der Gewässerbelastung. *Beitr. Naturk. Forsch. Südw.-Dtl.*, 34 : 149-159.

KOHLER, A., 1978.- Wasserpflanzen als Bioindikatoren. *Beih. Veröff. Naturschutz Lanschaftspflege Bad.-Württ.*, 11 : 259-281.

KOHLER, A., WARNEK, L. & ZELTNER, G.-H. 1989.– Veränderungen von Flora und Vegetation in den kalkreichen Fliebgewässern der Friedberger Au von 1972 bis 1987. *Arch. Hydrobiol. Suppl., 83.* 3 : 407-451.

LAMBINON, J., DE LANGHE, J.-E., DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J. 1992.– *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes).* Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique : 1 092 pp.

MANLY, B.F.J. 1991.– *Randomization and Monte Carlo methods in biology.* Chapman and Hall, London : 281 pp.

McCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1995.– *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 2.0.* MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

MÉRIAUX, J.-L.1981.– Remarques sur la syntaxonomie des *Potametea. Colloques phytosociologiques*, X : 131-136.

MÉRIAUX, J.-L. & GÉHU, J.-M. 1979.– Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinig. Vegetationsk. Epharmonie, Rinteln* : 121-142.

MERRY, D.G., SLATER, F.M. & RANDERSON P.F. 1981.– The riparian and aquatic vegetation of the River Wye. *Journal of Biogeography,* 8 : 313-327.

MULLER, S. 1990.– Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisées des Basses Vosges gréseuses du Nord. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 310, Série III : 509-514.

NILSSON, C. 1987.– Distribution of stream-edge vegetation along a gradient of current velocity. *J. Ecol.*, 75 : 513-522.

NOIRFALISE, A. 1984.– *Forêts et stations forestières en Belgique.* Les Presses Agronomiques de Gembloux : 234 pp.

OBERDORFER, E. 1998.– *Süddeutsche Pflanzen-gesellschaften. Teil I : Fels- und Mauer-gesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. 4. Auflage.* Gustav Fischer : 314 pp.

ORLÓCI, L. & KENKEL, N.C. 1985.– *Statistical Ecology Monographs. Vol. I. Introduction to data analysis.* International Co-operative Publishing House : 339 pp.

OZENDA, P. 1982.– Les végétaux dans la biosphère. Doin Éditeurs, Paris : 431 pp.

PILLAR, V.D.P. 1999.– The bootstrapped ordination re-examined. *Journal of Vegetation Science*, 10 : 895-902.

PILLAR, V.D.P. & ORLOCI, L. 1996.– On randomization testing in vegetation science : multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science,* 7 : 585-592.

ROBACH, F., EGLIN, I. & CARBIENER, R. 1991 - Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau). *Bull. Ecol.*, 22 : 227-241.

ROBACH, F., THIÉBAUT, G., TRÉMOLIERES, M. & MULLER, S. 1996.– A reference system for continental running waters : plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in north-east France. *Hydrobiologia,* 340 : 67-76.

ROUX, M. 1985.– *Algorithmes de classification.* Masson, Paris : 151 pp.

SCHNITZLER, A., EGLIN, I., ROBACH, F. & TRÉMOLIERES, M. 1996 - Response of aquatic macrophyte communities to levels of P and N nutrients in an old swamp of the upper Rhine plain (Eastern France). *Ecologie*, 27 : 51-61.

SCHWARTZ, D. 1994.– *Le jeu de la science et du hasard. La statistique et le vivant.* Flammarion : 111 pp.

Ter BRAAK, C.J.F. 1986.– Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology,* 67 : 1167-1179.

THOEN, D., ROUSSEL, L. & NICOLAS, J. 1996.– Etude des groupements macrophytiques vasculaires aquatiques de la Semois en rapport avec la qualité globale des eaux et du milieu. *Ecologie*, 27 : 223-232.

TRÉMOLIERES, M., EGLIN, I., ROECK, U. & CARBIENER, R. 1993.– The exchange process between river and groundwater on the Central Alsace floodplain (Eastern France). I. The case of the canalized river Rhine. *Hydrobiologia*, 25 : 133-148.

TRÉMOLIERES, M., ROECK, U., KLEIN, J.-P., CARBIENER, R. 1994.– The exchange process between river and groundwater on the central Alsace floodplain (Eastern France). II. The case of a river with functional floodplain. *Hydrobiologia*, 273 : 19-36.

VER HOEF, J. M. & GLENN-LEWIN, D. C. 1989.– Multiscale ordination : a method for detecting pattern at several scales. *Vegetatio*, 82 : 59-67.

VERNIERS, G. 1995.– *Aménagement écologique des berges des cours d'eau. Techniques de stabilisation.* Presses Universitaires de Namur : 77 pp.

WESTHOFF, V. & VAN DER MAAREL, E. 1973.– *The Braun-Blanquet approach.* In : Handbook of Vegetation Science. R. H. WHITTAKER. (ed.). Dr. W. JUNK Publishers, 5 : 616-726.

Source : MNHN

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Multiscaled pattern analysis was applied to the study of macrophytic vegetation in a Belgian catchment, called Molignée. The sampling technique had to be fitted to that application through computer simulation (Bouxin, 1995). Sampling frames were established with simulation techniques of sets of contiguous relevés, in order to determine if it was possible to recognise monospecific or plurispecific patterns when sampling. The result was simple: it was impossible to recognise such patterns and we decided to describe vegetation with sets of contiguous relevés. I also verified that, when dividing a stream into a sufficiently high number of contiguous relevés (several tens), and noting the presence only of macrophytes in each relevé, most dispersion patterns could be recognised. Relevé homogeneity is no longer essential for pattern recognition. This example thus presents several technical improvements. This work is part of a multidisciplinarity study of a Belgian catchment, whose aim is to collect maximum information about the catchment and to give proposals towards a harmonious and durable development. The objectives of this contribution are, firstly, to describe the aquatic and bank communities of the stream, of the main tributaries and of the small headwater streams starting from the main sources and secondly, to relate these communities to environmental features.

The river Molignée (25 kilometres long) and the two main tributaries, *i.e.* the river Flavion (18 kilometres long) and the river Ftroûle (5 kilometres long) were divided into 500 metre long sections (= relevés). In each relevé, the presence of aquatic and amphibious macrophytes was recorded. Each record includes the species name abbreviation, followed by its position related to the aquatic environment (floating hydrophytes, rooted below the water level, on the edge of the stream or on the bank, generally above the water level), and abundance. Abundance corresponds to cover-abundance higher than 1 in the Braun-Blanquet scale. I also recorded environmental features such as width and depth of the channel, the main types of substrate, the general slope, the characteristics of the bank, the type of edge vegetation, the type of landscape, the rock type, the sources of damage. The headwater streams were divided into small (10 to 100 metre long) and rather homogeneous sections. A program builds the relevé tables, with one or several rows for each species: one row with the presence or absence of the species (what its position related to the aquatic environment was), one, two or three rows depending on the species was recorded in one, two or three positions (water, edge, bank) and one row for abundance (in any position). In the relevé tables, each species has thus a minimum of two and a maximum of five rows. The program also builds environmental tables, with one row for each parameter. In all the original tables, only presence/absence data were then used. Water samples were taken from 29 sites along the three main streams and others from all the 16 headwater streams. The results of other published analyses were also used. For each relevé or environment table, the following data processing sequence was used:

1. The rows with more than two presences were submitted to pattern analysis with non-parametric dispersion indices. The significance of the indices was tested using Monte Carlo procedures, at the 0.05 level. The dispersion patterns were described (aggregates, clumps, gaps, density variation, gradient, complex patterns).

2. A new simpler table was constructed, with fewer rows. All the rows without any significant pattern were suppressed. For the species which exhibited a pattern, only one row was conserved, *i.e.* that with the most intensive pattern.

3. The new table was submitted to correspondence analysis. The significance of the columns and rows was also tested, using permutation procedures. The status of character species, statistically defined, has meaning only at the considered scale (relevé, block size or small headwater stream). Other multivariate analyses were also used, such as non-metric multidimensional sampling and detrended correspondence analyses.

4. Then, a new table was automatically constructed, containing only those species having a significant relative contribution. This table was submitted to multivariate analyses.

5. Other tables were constructed by grouping several contiguous relevés into blocks. The presence/absence data were then replaced by frequency data varying between 0 and the number of relevés of the blocks. These tables were handled in the same manner as in points 3 and 4.

6. The co-ordinates of the relevés on the axes of the multivariate analyses, obtained in points 4 and 5, were the new variables used in several cluster analyses such as hierarchical ascending and descending classifications.

In the Molignée catchment, water had generally a total hardness varying around 390 mg/l of $CaCO_3$; lower values were observed near some springs in woodlands on psammitic rocks (~ 60 mg/l). Carbonate hardness varied between 35 and 300 mg/l of $CaCO_3$, and conductivity between 100 and 560 µs/cm (at 20° C). Water was generally saturated in oxygen, except in the sites where the quantities of ammonium and total phosphorus were high. Samples with measurable quantities of ammonium were located downstream of villages, in pastures with a low water flow and in streams receiving sewage water. Nitrate concentration varied between 0 (non-measurable) and 50 mg/l and nitrite concentration between 0 and 0.5 mg/l.

The river Molignée

The following groupings are defined:

- a bank and edge grouping with *Deschampsia cespitosa* and *Angelica sylvestris*
- a streambed, edge and bank grouping defined by the superposition of a blanket weed and an edge and bank species: *Epilobium hirsutum*, in all the other relevés
- a streambed grouping with *Polygonum hydropiper*
- an edge and streambed grouping with *Rorippa amphibia*.

With data collected on streambed only, two groupings are defined:

- a streambed grouping with *Fontinalis antipyretica*; *Ranunculus fluitans* is another exclusive character-species but less frequent
- a streambed grouping with preferential species only: *Potamogeton crispus* and *Veronica anagallis-aquatica*; *Nasturtium officinale* is common on streambed or on the edge.

With blocks of five adjacent relevés, the stream could be cut into two halves with a streambed, edge and bank grouping with *Glyceria notata* and *Sparganium erectum* in the upper part of the stream.

The 75 x 50 table with the environmental variables was also analysed. Light intensity, kind of valley, geology and stream width are the environmental variables whose dispersion patterns can be superposed on those of species.

The river Flavion

Near the source, water is very soft (total hardness = 53.8 mg/l $CaCO_3$), without measurable quantities of nitrates and ammonium. But, when entering the village of Corenne, the stream receives a polluted tributary, and the level of nitrate and ammonium rises (25 or

Source : MNHN

50 mg/l NO_3^-, 3 or 5 mg/l NH_4^+). Total hardness progressively increases and becomes stable around the village of Flavion (~ 350 mg/l $CaCO_3$). The level of NH_4^+ rapidly decreases and is no longer measurable after kilometre 6 but the level of nitrate remains constant (~ 25 mg/l). I link some patterns to soft water (*Epilobium obscurum*) or to the polluted zone, such as *Polygonum hydropiper, Potamogeton crispus* and *Elodea nuttallii.*
Three groupings are defined,

- a bank and edge grouping with *Mentha arvensis*; *Epilobium obscurum* is a preferential species,
- a bank and edge grouping with *Bidens tripartita,*
- a streambed, bank and edge grouping with the superposition of a blanket weed and *Filipendula ulmaria* and *Scrophularia umbrosa.*

With mixed tables (environment and species), only stream width, geology, light intensity and maximum depth show parallelism with species dispersion. The analysis of a 25 species x 18 blocks table reveals a grouping with *Alopecurus geniculatus* "edge and bank" and *Glyceria notata* "streambed".

With the data collected on streambed, three groupings are defined:

- a grouping with *Veronica beccabunga*, near the source, with soft and clean water;
- a community characterised by a set of partly superposed aggregates: *Elodea nuttallii, Mentha aquatica, Phalaris arundinacea, Polygonum hydropiper, Potamogeton crispus* and *Veronica anagallis-aquatica*; it is influenced by the high levels of ammonium and nitrates;
- a grouping with *Fontinalis antipyretica*; *Ranunculus fluitans* is another exclusive character-species, but less frequent.

The river Ftroûle
Here defined were:

- a grouping with *Epilobium obscurum*, near the source;
- a grouping with *Lemna minor* and *Sparganium erectum* "abundant"; the slope is lower (between1.1 and 2 %), and the stream is bordered principally by pastures and unshaded;
- a bank grouping with *Alnus glutinosa* "abundant" and *Glyceria notata* on the bank; width is more than 1 m and the stream is shaded by a deciduous woodland or by bank trees.

Near the source, the quantity of nitrate is high: ~ 50 mg/l. This can be explained by the presence of cultivation around the source. At kilometre 1.5, the level is lower (~ 25 mg/l); ammonium is present, with a quantity between 0 and 0.5 mg/l. At kilometre 5.5, it is no longer measurable and nitrate concentration is low (~ 10 mg/l). Total hardness is equal or higher than 196 mg/l $CaCO_3$.

The headwater streams
At the scale of the relevés, five clusters were recognised:

- a grouping with *Carex remota* and *Epilobium obscurum*;
- a grouping with *Chrysosplenium oppositifolium*;
- a community with *Epilobium obscurum, Galium palustre, Polygonum hydropiper, Ranunculus repens, Scrophularia umbrosa* and *Veronica beccabunga* as locally exclusive species in a small headwater stream with only five relevés;
- a grouping with *Athyrium filix-femina*; *Alnus glutinosa* "abundant" is a preferential species;
- a grouping with *Juncus effusus*;
- a grouping with *Cardamine amara*,
- a grouping with *Athyrium filix-femina* and *Carex remota.*

Most of the described groupings were observed in woodland. They are not numerous, probably because of the important human impact outside the woodlands (pastures, cultivation) which destroys plant dispersion patterns.

At the scale of the headwater streams (identified with numbers between 6004 and 6024), five clusters were recognised:

- three single clusters with headwater stream 6009 (unshaded and damaged, with an important blanket weed); 6018 (polluted, with *Calystegia sepium*); and 6006bis (swamp),
- a cluster with seven headwater streams crossing open sites on an important part of their course (6004, 6004bis, 6006, 6007, 6017, 6019, 6022) in which *Apium nodiflorum* and *Glyceria notata* are common and more frequent than in the other clusters. Averaged total hardness is higher than in the next cluster, nitrate concentration is variable (between 0 and 50 mg/l) and ammonium is often measurable (up to 0.5 mg/l),
- a cluster with six headwater streams crossing forests or shaded sites on major parts of their courses (6008, 6008bis, 6014, 6021, 6023, 6024) characterised with the selective species *Alnus glutinosa, Carex remota, Deschampsia cespitosa* and *Fraxinus excelsior*. Total hardness is rather low, nitrate concentration variable (between 0 and 50 mg/l) and ammonium is generally not measurable. Headwater streams 6008 and 6014 have no measurable ammonium and a very low nitrate concentration (less or equal to 10 mg/l) : their springs are far from any cultivation area and they run only under forest cover.

The use of permutation tests answers several questions: (1) what are the structured species, *i.e.* the possible character-taxa? (2) How many axes of the multivariate analyses are significant? (3) What are the character-species?

I may now consider vegetation description as an elaborate and step by step data processing. The number of significant axes in CA is low, generally 3 or 4 for the large tables and 1 or zero for small ones. The value 0.05, for the proportion of simulated relative contributions which are lower than the observed relative contributions, must not be used with inflexibility as the number of simulations is not high enough (5000). Sometimes, species with a little higher proportion (0.06 or 0.07) were also considered as selective species. With a higher number (100000), the 0.05 α-error could be used automatically. It is thus possible to give a statistical significance to several steps of multiscaled pattern analysis. But it is only possible with an adapted sampling frame.

This study is a tool for monitoring future changes in vegetation. Since 1991, I observed important changes in two headwater streams.

As I studied other catchments with similar techniques (Bouxin & Le Boulengé, 1983, Bouxin, 1987b, 1991b, 1994b), I could find some groupings in two or more catchments. However, many groupings were observed in one catchment only. Each catchment is unique!

A comparison with associations, *sensu* Braun-Blanquet, is possible but delicate, as techniques are so different.

Source : MNHN

ANNEXE

1. L'indice de dispersion non paramétrique (CHESSEL, 1978)

La variable *p(i, j)* prend la valeur de 1 quand l'espèce est présente dans l'unité *j* du bloc *i* de dimension *K*, quand l'espèce est absente, *p(i, j)* est égal à 0. $p_k(i,.)$ est le nombre total de présences dans le bloc *j*.

$$p_K(i,.) = \sum_{j=1}^{K} p_K(i, j)$$

L'indice de dispersion non paramétrique D_p est calculé comme suit :

Soit

$$P = \sum_{i=1}^{B_k} p_K(i,.)$$

Si *N* est le nombre d'unités,

avec

$$D_p\,(K) = \frac{\sum_{i=1}^{B_k} [p_K(i,.)]^2 - m_1}{\sqrt{v_1}}$$

et

$$m_1 = P\left[\frac{(K-1)(P-1)}{(N-1)} + 1\right]$$

D_P est une mesure de la variabilité totale, caractérisant les différences entre les contenus de tous les blocs.

$$v_1 = \frac{2P(P-1)(K-1)(N-K)(N-P)(N-P-1)}{(N-1)^2(N-2)(N-3)}$$

2. L'indice de contagion vraie (CHESSEL, 1978)

L'hétérogénéité entre deux blocs contigus est mesurée par la variable

$$H = p_k(i_1,.) - p_k(i_2,.)$$

La moyenne et la variance de *H* sont calculées comme suit :

$$V(H;P,N) = \frac{P(N-P)}{N-1} - [E(H;P,N)]^2$$

avec

$$E(H;1,N) = 1,$$

$$E(H;2k+1,N) = \frac{2k+1}{2k}\,E(H;2k,N)$$

et

$$E(H;2k,N) = \frac{N-2k}{N-2k+1}\,E(H;2k-1,N)$$

L'indice de contagion vraie E_p est donné par

$$E_P\,(K) = \frac{1}{\sqrt{J}} \sum_{i=1}^{J} \frac{H_i - E(H_i)}{\sqrt{V(H_i)}}$$

J : nombre de paires de bloc dont le contenu est supérieur à 1 et inférieur à 2 K -1

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 30 (3) 1999 : 165-175

OVERLAP IN DISTRIBUTION OF FOREST AND MEADOW INSECT SPECIES IN MESOECOTONES. I. EPIGEIC BEETLE ASSEMBLAGES (*COLEOPTERA: CARABIDAE, SILPHIDAE*)*

Andrei GOUROV[(1)]*, Michel GODRON[(2)] & Sergei LOSHCHEV[(1)]

[(1)]*Department of Zoology, V.N.Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,660036 Krasnoyarsk, Akademgorodok, Russia.*

[(2)]*La Graineterie, 18410 Brinon-sur-Sauldre, France.*

SUMMARY
(original scientific paper)

The paper presents results of original observations made in several forest mesoecotones. During the summer periods of 1988-1993 the distribution of epigeic beetles (Coleoptera: Carabidae, Silphidae*) in relation to forest borders was studied in different vegetation zones of Central Siberia (Russia). With the use of pitfall traps, the distribution of 16080 individuals of 50 species was noted along transects crossing forest borders. The degree of overlap of neighbouring woodland and grassland beetle assemblages was examined in all experimental plots. The average extension of overlap changed from 6 m in the case of sharp coenotic transition, to over 25 m when the abruptness of transition declined. In the site subjected to secondary succession, the overlap zone was characterized by consecutive broadening from 13 to 22 m during the years of observation. General features of the overlap zones (size, species diversity and evenness, transitional character) are discussed into the limits of ecotone conception.*

KEY WORDS: Central Siberia - Epigeic beetles - Neighbouring assemblages - Overlap zone - Ecotone.

RÉSUMÉ
(travail original)

DISTRIBUTION DES CARABIDAE *ET DES* SILPHIDAE *SUR DES TRANSECTS FORÊT-PRAIRIE.*

Sur des transects forêt-prairie longs de 40 mètres en Sibérie centrale, les Carabidae *et* Silphidae *ont été recueillis dans des pièges. Au total, 16080 individus appartenant à 50 espèces ont été trouvées sur les transects situés dans trois sites nettement différents.*

La distribution spatiale de chaque espèce sur les transects a été analysée : la moitié des espèces se cantonnait nettement dans la forêt ou, inversement, dans la prairie ; un bon nombre d'espèces était trop rare pour donner des résultats significatifs, mais un quart des espèces était trouvé aussi bien dans la forêt que dans la prairie ou sur la lisière. Ces dernières peuvent généralement être considérées comme indifférentes plutôt que comme inféodées à un écotone sensu stricto.

MOTS CLÉS : Siberia centrale - *Carabidae* et *Silphidae* - Écotones - Zone d'enjambement - Comportement des espèces.

INTRODUCTION

Considerable attention has been given to the study of the structure and functions of ecotones (di CASTRI *et al.*, 1988; HOLLAND *et al.*, 1991; HANSEN & di CASTRI, 1992; RISSER, 1993). Several publications are devoted to the distribution patterns of different biotic components on the boundaries between neighbouring ecosystems (GRUZNOVA & ZLOTIN, 1986; TERRELL-NIELD, 1986; KLIMEŠ & SECHTEROVA, 1989; DUELLI *et al.*, 1990; RUSEK, 1992). In many cases a visual border line and some other topographical characteristics are only used to define a "boundary" conditions.

Traditional approach to the delimitation of adjacent terrestrial ecosystems is based on the examination of the distribution of plant associations (NITZENKO, 1973; van der MAAREL, 1976). Nevertheless, the distribution of plant community elements does not always coincide with the distribution of animals, for example insects (*e.g.* NOVOTNY, 1990). It is possible that the extension of the

* Present address and Correspondence: INRA, Centre de recherches d'Orléans, Station de Zoologie Forestière. Avenue de la Pomme de Pin, B.P. 20619 Ardon, 45166 Olivet Cedex, France.

Source : MNHN

transitional zone shown by the distribution of insects will differ from those demonstrated by the structure of the vegetation cover. For instance, in the case of soil microfauna and microflora, different groups of organisms may demonstrate different responses to the occurrence of transitional conditions (RUSEK, 1992).

The present paper is devoted to the distribution patterns of extremely mobile epigeic beetles (*Coleoptera*: *Carabidae*, *Silphidae*). A companion paper will concern soil-inhabiting wireworms (*Coleoptera*: *Elateridae*), showing much more lesser capabilities to move through the soil. The emphasis is on the phenomenon of overlap in the distribution of species of adjacent communities. It will be shown that this phenomenon occurs in a variety of vegetation zones dependently on local conditions. Some connections between the overlap zone and ecotone will be discussed.

MATERIALS AND METHODS

SITE DESCRIPTION

The distribution patterns of epigeic beetles in ecotones were studied in 1988-1993 in different vegetational zones of Central Siberia (Krasnoyarsk province, Russia). Some observations were also made in the adjacent territory of Eastern Siberia (Irkutsk province). Different forest borders were examined. The following experimental plots were studied.

1) Southern forest-steppe zone, Nazarovo district, 90°04' E, 55°12' N. This is a zone of birch groves, steppe larch stands and light Scots pine forests. The experimental plot was placed on the boundary between steppe meadow and a 50 to 70-year-old steppe larch stand (*Larix sibirica* Led.) with birch (*Betula verrucosa* Ehrh.). Three transects crossed the border at the southern exposure. The maximum length of the transect was 50 m (25 m into the forest and 25 m into the meadow).

2) Southern taiga zone (South Yenisei Ridge), Bolshaya Murta district, 90°33' E, 55°22' N. This is a zone of southern taiga dark coniferous forests, situated on the right bank of the Yenisei river. The experimental plot was placed on the boundary between a mesophytic meadow and a 30 to 40-year-old secondary aspen stand (*Populus tremula* L.). From 2 to 10 (the latter in 1989 only) transects crossed the forest borders at the southern and northern exposures. The maximum length of the transects was 200 m (20 m into the forest and till 180 m into the meadow). A more detailed description and history of this plot is given in GOUROV (1994).

3) Western part of Central-Siberian Plateau, Irkutsk province, Ust'-Ilimsk district, 100°30' E, 55°31' N. This is a zone of pine and mixed coniferous forests on the upper terraces of the Angara river. The experimental plot was placed on the boundary between a 5-year-old cut area and a closed, high density 30 to 35-year-old pine stand (*Pinus sylvestris* L.). Two transects crossed the forest border at the southern exposure. The maximum length of the transect was 50 m (25 m into the forest and 25 m into the meadow).

RESEARCH METHODS

The classical method of orthogonal transects (RUSEK, 1992), crossing the forest border at a right angle was used. Methodological and procedural aspects were similar to those described by TERRELL-NIELD (1986), except that the division of the transects (1 m intervals between pitfall traps) was carried out in two opposite directions: towards the forest and towards the grassland, with the beginning at a conventional "zero" point, corresponding to the visual border-line. Plastic vessels of 250 ml, with a neck diameter of 65 mm were used as pitfall traps. Protective covers, directional barriers or any attractive and fixative substances were not used.

In plots 1 and 3 the observations were made on 15-18 June 1988. In the main experimental plot (No 2) there were 4 to 5 sampling periods from June to August during all the years in question, apart from 1992 and 1993, when sampling was done only once, at the end of June. For every sampling, pitfall traps were exposed for 3 days with daily checks in the afternoon.

In plots 1 and 3, only Carabids were recorded; in plot 2, silphid beetles were also noted. A total of 12321 specimens of 45 species of Carabids and 3759 specimens of 5 species of Silphids were caught. Generally, only adult individuals of epigeic beetles were used in analysis. Most specimens were identified to species level in the field and then released 1 to 2 m away from traps.

ASSESSMENT OF SPECIES PREFERENCES

The assessment of species preferences was performed in two stages. In the preliminary stage, the data of catches in each plot separately were summarized in cumulative tables for all the periods of observation. Summarized data were used to reveal the status of each species in the community: species showed relative abundance of more than 15% of the total numbers of specimens caught were taken as dominants (D), 5 to 15% - as subdominants (SD), 1 to 5% - as recedents (R), and < 1% - as rare or accidental species (RA) (SHILENKOV, 1982a; GRUZNOVA & ZLOTIN, 1986). A species was taken as abundant if the total number of its specimens was not lower than 20. Then, the numbers of specimens caught in the forest and in the meadow were calculated separately for each abundant species. These numbers were compared by χ^2 test. The preference was

Source : MNHN

determined by the significantly higher abundance of species in one of compared biotopes (F - forest, M - meadow, C - cutover). If the difference in abundances was not statistically significant, the species was taken as indifferent (I).

In the second stage, the distribution of each abundant species along the transect was analysed by the set of statistical programs "Alice" created by the second author (GODRON, 1973). As the beetles are very mobile, forest species move by times into a grassland and, reciprocally, meadow species may be found in the forest. So, among the programs dedicated to the distribution of the presences along the transect, we have choosen the computation of the "barycentre" of each species because it does not emphasize the weight of erratic presences.

The barycentre of the presences of a species is the mathematical expression of the centre of gravity of this species in the transect. For example, if two individuals of a species are found in the trap n° 6, and one individual in the trap n° 9, the abscissa of the barycentre in that transect is:

$$[(2 \times 6) + (1 \times 9)] / 2 + 1 = (12 + 9) / 3 = 21 / 3 = 7$$

The program computes the means of the barycentres of every species along all the transects and their variances.

The conclusion about "border preference" of several species was given if the graphical interpretation showed a peak in species distribution just near the visual border line and on the base of treatment by the set of programs "Alice".

DELIMITATION OF OVERLAP ZONE

In the first stage, the distribution of every abundant species showing a marked preference was graphically interpreted by using the method of three-points running means of the numbers of specimens caught along a transect (LOREAU, 1988) for every sampling period. The limit of continuous penetration of every "forest" or "grassland" (= indicative) species into adjacent biotope was accepted when no more specimens were caught through three consequent traps (meters) of a transect during the observation. This operation was repeated for the total numbers of specimens of indicative species with the forest or grassland preferences. The average distances of group penetration into adjacent biotope were taken as the limits of overlap zone.

The results of observations made along 10 parallel transects in Plot 2 during the summer period of 1989 were used to compare some features of overlap zone with those of the forest and meadow. The total number of species found, Margalef's index of species richness (PESENKO, 1982), Simpson's indices of species diversity and evenness (BEGON *et al.*, 1989) were calculated separately for forested, meadow and overlap segments of every transect. The mean values (n = 10) were compared by Tukey's test. Additionally, the CEKANOWSKY-SÖRENSEN index of similarity/diversity (PESENKO, 1982) was calculated separately for forested and meadow parts of every transect when the occurrence of overlap zone was not taken into account. After, the same index was calculated for forested, meadow and overlap segments of every transect correspondingly. The mean values obtained (n = 10) were compared by Student's test.

RESULTS

DISTRIBUTION PATTERNS AND PREFERENCES

The lists of species, numbers of specimens caught and species preferences are presented in Appendices 1-3.

In the Southern forest-steppe zone (Plot 1) the Carabid assemblages showed a more or less marked division into 2 groups, the constituents of which showed a preference for one of the compared biotopes (Appendix 1). Four species were found not abundant and their preferences were not identified finally. *Amara communis* and *Harpalus latus* (barycentres 17 and 21, correspondingly) were the only species showing a tendency to be more numerous just near the border, although their preferences for the forest conditions were marked (for *A. communis* $P = 0.0017$).

In the Southern taiga zone (Plot 2) the barycentre method confirms the results of χ^2 test (Appendix 2), but gives more precise indications for nonabundant Carabid species and species abundant just near the forest border. In the Silphid assemblage, *Silpha obscura* and *Silpha carinata* preferred the meadow (barycentres 29 and 31, correspondingly), and *Phosphuga atrata* did not show a marked preference ($P = 0.09$, barycentre 21). Two other Silphid species were observed as single specimens (Appendix 2).

The situation in Plot 3 differed strongly from those in other plots. The number of specimens caught was much more lower in the same period of observations. Statistically verified conclusions could be only done for *Carabus aeruginosus* (indifferent) and *Pterostichus dilutipes* (forest) although most of other species showed a tendency to prefer one of the neighbouring biotopes (Appendix 3). The proportion of indifferent species (three from eleven) was reatively higher than in other two plots.

According to the types of distribution, the abundant species were divided into "meadow" (or "cutover"), "forest", "indifferent" and "border" groups for every plot (Appendices 1-3) although this division was rather conventional in the case of Plot 3. Forest assemblages included almost the same Siberian and Euro-Siberian *Pterostichus* and *Carabus* species in all plots. Grassland assemblages were represented, with a few exceptions, by widespread *Poecilus*, *Amara* and *Bembidion* species. The main difference between plots was the conventional inclusion of four

Source : MNHN

species in the "indifferent" or "cutover" categories in Plot 3, while a marked preference for forest conditions was demonstrated by them in the other two plots (Appendices 1-3).

OVERLAP IN ASSEMBLAGE DISTRIBUTION

The general distribution patterns of forest and grassland species in relation to the boundary were rather similar. The assemblages were characterized by noticeable abundance in core parts of the preferred biotope, declining abruptly or gradually when reaching the border. However, in all the situations studied there was some penetration of grassland species into the forest and vice versa.

In the Southern forest-steppe zone (Plot 1) such a penetration appeared to a small extent, 6 m on average (FIG. 1A). Meadow species (particularly *Amara aenea* and *Poecilus versicolor*) penetrated only 1 meter into the forest understory. All forest representatives (see Appendix 1) were observed in the open site to a distance of at least 5 m (FIG. 1A), and single individuals of *Pterostichus magus*, *P. dilutipes*, *P. oblongopunctatus* and *P. maurusiacus* were trapped up to 22 m into grassland. Both forest and meadow assemblages of Carabids were present in the category of dominants (D) and were rather similar in number (Appendix 1). Occasional incidence of the meadow group (FIG. 1A) was due to the concentration of *Bembidion lampros* at a particular microsite (with stripped soil cover). In both forest and meadow biotopes, Carabids were most abundant towards core of the respective part of transect.

In southern taiga (Plot 2) in the same season of 1988 the overlap was more extensive, reaching 13 m (FIG. 1B). Abundant meadow species (*Poecilus versicolor*, *Amara nitida*, and *Silpha carinata*) penetrated into the forest to an average distance of 3 m. Moreover, *Harpalus rufipes* and *S. carinata* showed the highest penetrating activity, being found as single specimens in 20 m into the forest. Forest species were more active and penetrated into the meadow to an average distance of 10 m (FIG. 1B). Single specimens of the most abundant forest representatives (*Pterostichus* and *Carabus* species) could be found in the meadow over 25 m away from the border. The forest beetle species were only categorized as dominants (D), and two species of the meadow assemblage were characterized as subdominants (SD) (Appendix 2). Forest assemblage was clearly more abundant and rich than the meadow one and had a peak in the understory position, but close to the visual border-line, showing a marked edge effect in its distribution. No peaks for the meadow group were observed during that sampling period (FIG. 1B).

In the Angara plateau (Plot 3) it was rather difficult to define the overlap width (FIG. 1C). A few grassland species (particularly *Poecilus versicolor*) showed the same tendency as in other plots, and penetrated into the forest to 1 m only. However, the abundant and active forest representatives common in other plots apparently covered all the cutover in their distribution, having been included in "indifferent" or "cutover" categories (Appendix 3). A peak for this group was found within the limits of the extended (over 25 m) transitional zone in the cutover, but just near the border (FIG. 1C). Thus, within the limitation imposed by the length of the transects (50 m) it was possible to recognize at least a 25 m overlap zone (FIG. 1C).

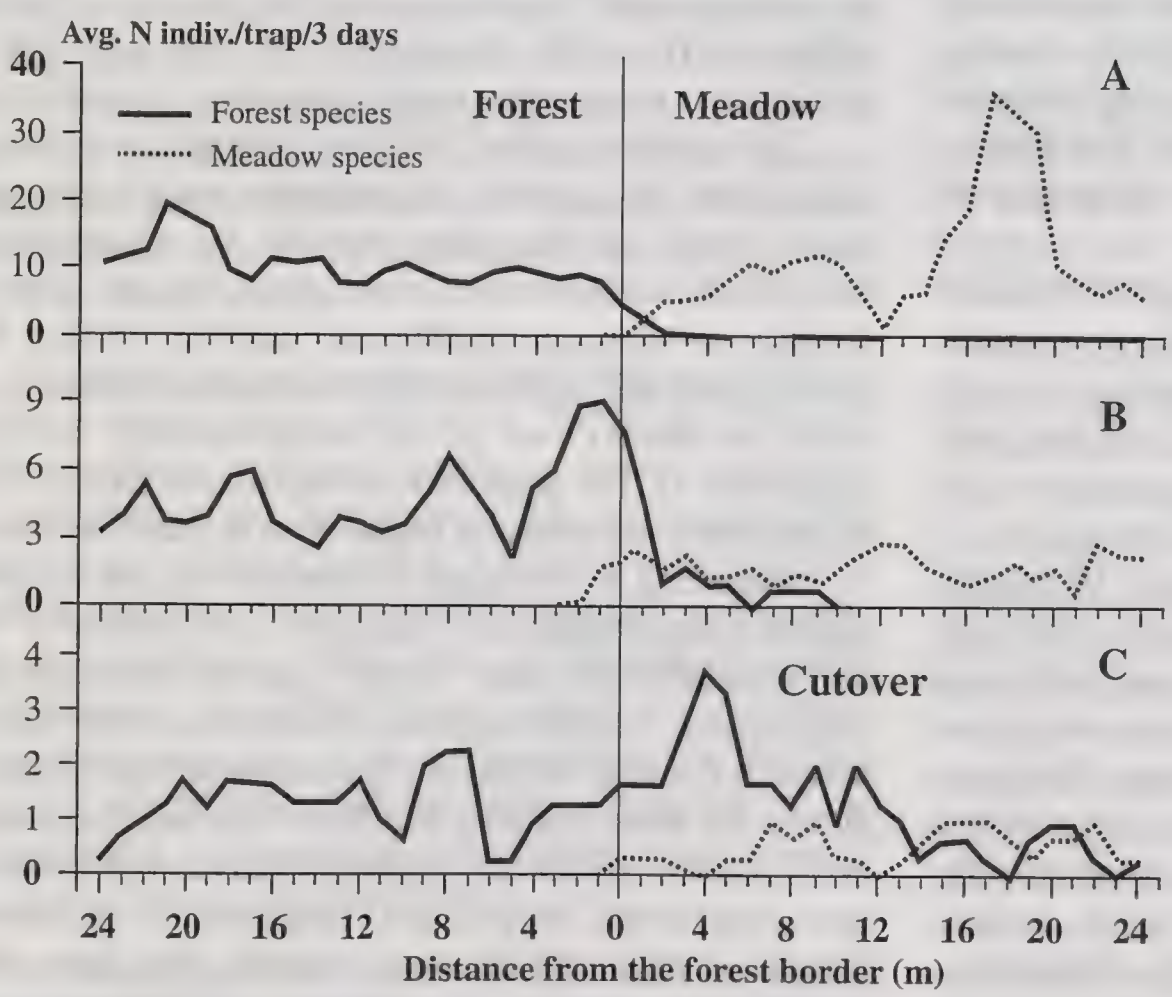


FIG. 1.– Overlap in distribution of forest and meadow assemblages of epigeic beetles in relation to forest border: (A) Southern forest-steppe zone (Plot 1, June, 1988); (B) Southern taiga zone (Plot 2, July 1988); (C) Scots pine forests of Angara plateau (Plot 3, June 1988).

Distribution spatiale des groupes de Scarabées forestiers et prairiaux : A = Forêt-steppe méridionale (Site 1, juin 1988) ; B = Taïga méridionale (Site 2, juillet 1988) ; C = Forêt de Pin sylvestre du plateau de l'Angara (Site 3, juin 1988).

Source : MNHN

In Plot 2, an overlap in the distribution of forest and meadow assemblages of epigeic beetles was found during all years of the study. The average width of overlap gradually increased during the years (1988-93): 13.0; 13.5; 16.5; 18.0; 21.0; 22.0 m. This increase is illustrated in FIG. 2 for the July samplings of 1988-1990. It is clear that the penetration of meadow species into forest understory was almost constant (very low numbers of specimens caught after 3 meter point) whereas the forest species markedly increased their penetration into the meadow: from 10 to 19 m during the study.

It was also possible to observe some changes in overlap extension throughout the season (FIG. 3). Seasonal changes in overlap mainly involved changes in penetration of the forest assemblage into the meadow, while the distribution of meadow species was constant.

In Plot 2, the absolute number of species and also species richness were rather changeable between sampling

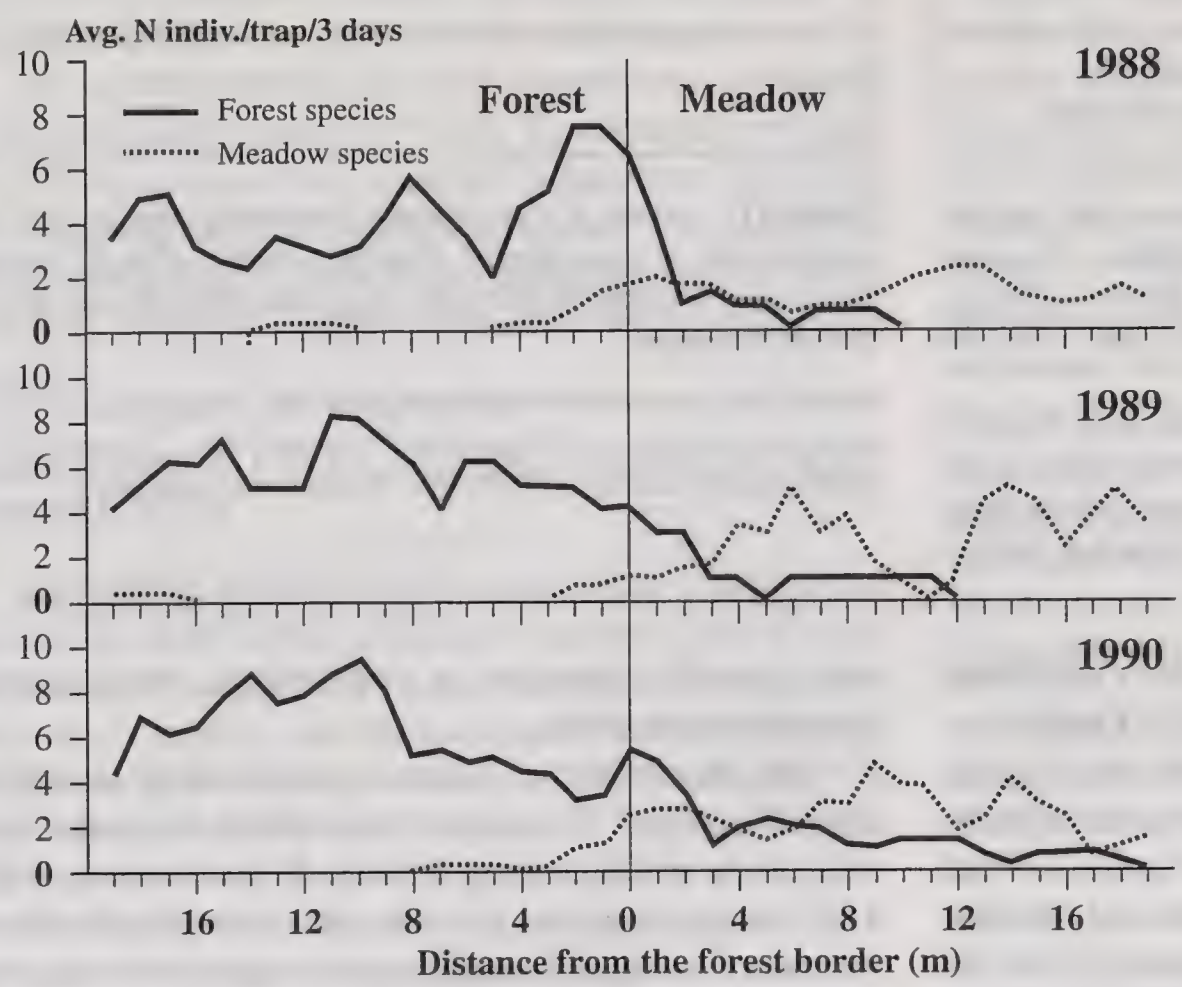


FIG. 2.– Overlap in distribution of forest and meadow assemblages of epigeic beetles in relation to forest border in July during three consecutive years of observation (Plot 2, Southern taiga zone).

Distribution spatiale des groupes de Scarabées forestiers et prairiaux dans le site 2 (taïga méridionale) en 1988, 1989 et 1990.

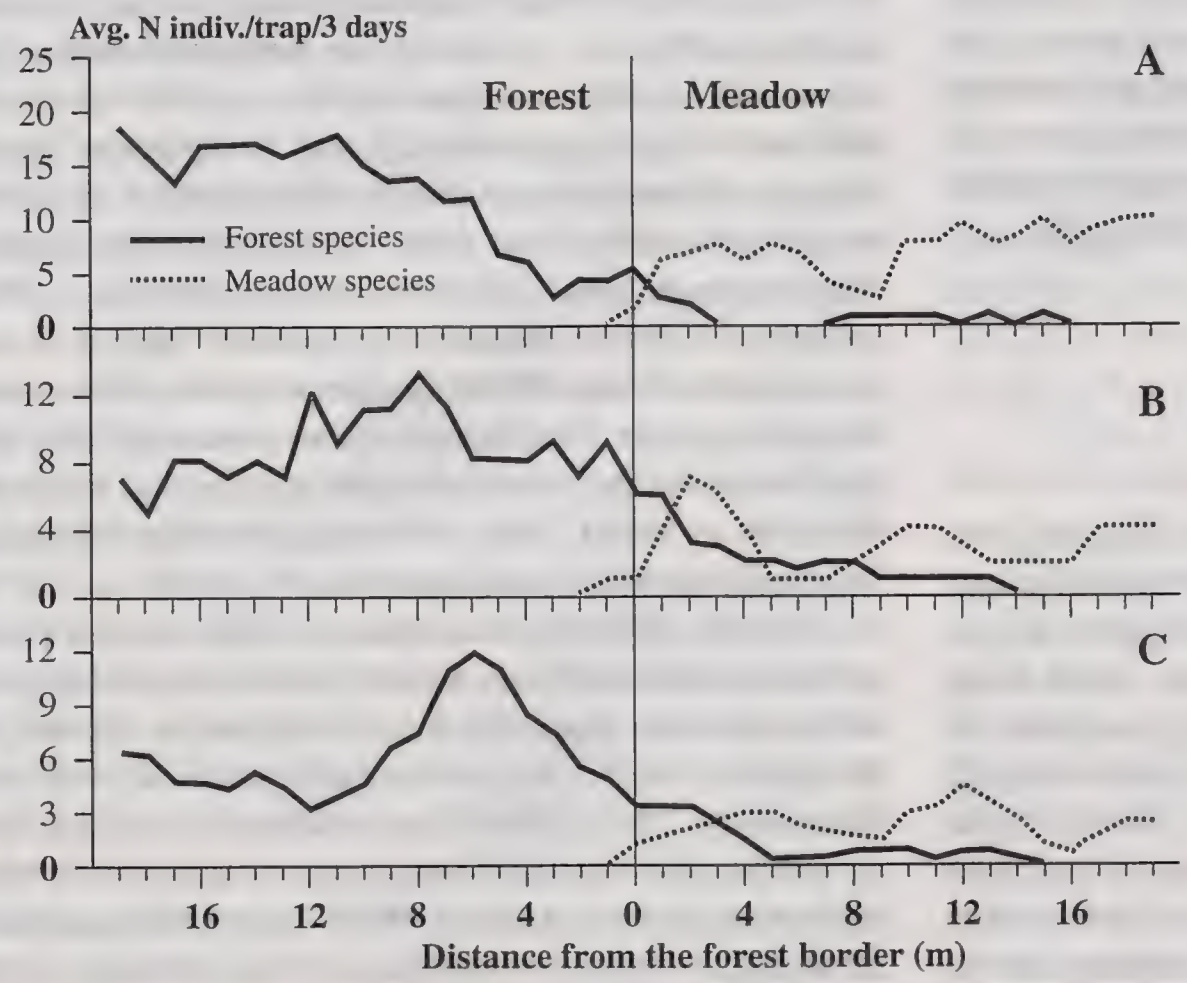


FIG. 3.– Overlap in distribution of forest and meadow assemblages of epigeic beetles in relation to forest border: (A) June 1989; (B) July 1989; (C) August 1989 (Plot 2, Southern taiga zone).

Distribution spatiale des groupes de Scarabées forestiers et prairiaux dans le site 2 (taïga méridionale) : A = juin 1989; B = juillet 1989; C = août 1989.

Source : MNHN

Site		S	A	D	E
Forest	n	10	10	10	10
	mean	14.00a	2.42a	3.81a	0.28a
	s.d.	2.00	0.48	0.88	0.08
Overlap	n	10	10	10	10
	mean	13.50a	3.38b	7.89b	0.60b
	s.d.	3.00	0.71	1.64	0.10
Meadow	n	10	10	10	10
	mean	15.70a	3.09ab	4.74a	0.30a
	s.d.	2.00	0.49	1.53	0.08

Means followed by a common letter within columns of each parameter are not significantly different (TUKEY's test, P = 0.05).

TABLE I.– Number of species (S), species richness (A), species diversity (D) and species evenness (E) for assemblages of epigeic beetles at the boundary between forest and meadow (Plot 2, Southern taiga zone, Krasnoyarsk province, 22-24 June 1989, the data from 10 parallel transects).

Nombre d'espèces (S), Richesse en espèces (A), Diversité d'espèces (D) et Uniformité d'espèces (E) pour des groupes de Scarabées epigés sur 10 transects forêt-prairie parallèles dans une zone de taïga méridionale de la province de Krasnoyarsk (Site 2, 22-24 juin 1989).

	Compared pairs of sites			
	forest/meadow (overlap zone is not revealed)	forest/meadow (overlap zone is revealed)	forest/ overlap zone	meadow/ overlap zone
n	10	10	10	10
mean	0.144*	0.111*	0.385	0.513
s.d.	0.04	0.04	0.09	0.14

The beetle assemblages of each site are significantly different (STUDENT's test, P < 0.05).

* There are no significant differences between these means of index.

TABLE II.– Values of CEKANOWSKY-SÖRENSEN index in pair-wise comparisons of assemblages of epigeic beetles (Plot 2, Southern taiga zone, Krasnoyarsk province, 22-24 June 1989, the data from 10 parallel transects).

Indice de CEKANOWSKY-SÖRENSEN pour des comparaisons deux à deux de groupes de Scarabées epigés (Site 2, province de Krasnoyarsk, 22-24 juin 1989, sur 10 transects parallèles).

periods in all sites and on average did not show significant differences (TUKEY's test, P ≤ 0.05) (TABLE I). On the contrary, Simpson's index of species diversity was significantly higher in the overlap zone in comparison with the forest and meadow parts of the transects (TABLE I). From Table II it is quite evident that the transitional "assemblage" of epigeic beetles differed significantly from the forest and meadow assemblages according to the CEKANOWSKY-SÖRENSEN index of similarity/diversity. Nevertheless, the differences between the overlap and two neighbouring parts of the transects (forested and meadow correspondingly) were lower than between forest and meadow themselves (the index shows a complete identity of communities when its value reaches 1) (TABLE II).

DISCUSSION

ASSESSMENT OF ASSEMBLAGES

Apparently, the assessment of species assemblages is one of the most important steps in ecotonal investigations. It has already been suggested that it is advisable to perform coenologic investigations of terrestrial fauna using only specific faunal groups and identifying complexes of species which are associated with specific phytosociologic units (GILYAROV, 1965; van der MAAREL, 1965). These ecological groups include species which prefer the same or similar conditions, and their preference is determined by the higher abundance of species per sampling unit in one specific biotope in comparison with another (MORDKOVICH, 1973).

The distribution of a single species along an environmental gradient does not always allow the transitional zone to be examined (*cf.* KLIMEŠ & SECHTEROVA, 1989). The habitats of species are often determined by local environmental conditions and can be changed in the wide range of space and time (BEY-BIENKO, 1966). In our study, as we said, the carabid *Pterostichus maurusiacus* was categorized as "forest" species in the Southern forest-steppe (Appendix 1) whereas it was meadow representative in the Southern taiga (Appendix 2) and "indifferent" in the Angara plateau (Appendix 3). The carabid *Epaphius secalis* was noticed as a forest inhabitant in the Southern forest-steppe zone of Siberia (MORDKOVICH, 1973; SHILENKOV, 1982b). However, in Southern taiga *E. secalis* was a subdominant (7.9%) species in the meadow assemblage (Appendix 2), although it also penetrated into adjacent forest stands. In addition, this species was noticed as abundant in cereal fields in Sweden, moving into neighbouring forest sites in autumn (WALLIN, 1985).

Another difficulty, concerning a single species preferences, is connected with a quite unsufficient information on the question, especially for such regions as Siberia, and the lack of direct experimental studies (ERYSHOV & TROFIMOVA, 1984). Much fewer materials were published on preferences of Silphid beetles in ecotonal studies (GRINFELD, 1948; SHUBECK, 1993). The careful analysis of all abundant species preferences is out of scope of this

Source : MNHN

paper and will be done later (A. GOUROV, M. GODRON - in preparation). Nevertheless, the comparison of our conclusions on the distribution of main Siberian and Euro-Siberian forest species of *Carabidae* (*Carabus aeruginosus*, *C. regalis*, *C. schoenheri*, *C. henningi*, *Pterostichus magus*, *P. dilutipes*, *P. oblongopunctatus*) do not contradict with known data (DMITRIENKO, 1984; SHILENKOV & KORSHUNOV, 1985). The same concerns the widespread grassland Carabids (*Amara* spp., *Bembidion lampros*, *Harpalus rufipes*, *Poecilus* spp.) (LINDROTH, 1985; HURKA, 1996) and Silphids (*Silpha carinata*, *S. obscura*) (GRINFELD, 1948).

The appropriateness of our approach was supported by the consistent nature of beetle assemblages in forest and grasslands in all three plots (cf. Appendices 1-3). As it was mentioned above, the main difference was concerned with the inclusion of some forest indicative species in the "cutover" category in Plot 3 which needs a verification anyway.

COMMUNITY OVERLAP AND THE WIDTH OF TRANSITIONAL ZONE

The correct delimitation of transitional zones on the basis of the distribution of indicative species groups must be also a necessary step in any ecotone investigation. Generally speaking, the boundaries of ecotones may be recognized by the respective limits of "interpenetration" of neighbouring communities (KOLOMYTZ, 1987). The distance between these limits reflects the width of overlap.

The degree of overlap in beetle assemblage distribution was determined in all experimental plots (FIGS 1-3). The distribution of other biotic components (*e.g.* the main elements of vegetation cover) and also some abiotic parameters did reflect quite a similar extension in Plot 2 (GOUROV, 1994), as did corresponding data obtained in similar ecological situations (MASKAEV, 1971). The abruptness of transition between adjacent ecosystems appears to be one of the main factors determining the overlap extension. In the Southern forest-steppe zone (FIG. 1A), the "concurrent capabilities" of both forest and meadow ecosystems were comparable, and the transitional zone was very narrow. Under Southern taiga conditions, where the natural grasslands are rare and usually occupy so-called "extrazonal" positions (see CHERNOV, 1968), the forest ecosystems are comparatively "higher organized" (in the sense of MARGALEF, 1968, 1979). In this site (Plot 2), the transition between forest and meadow was still abrupt although having been about two times more wide than in forest-steppe (FIG. 1B). Finally, under the harsher climatic conditions of Plot 3 (most Northern plot under study), the open cutover did not provide sufficiently altered conditions to affect forest Carabids, and was even more suitable for some of them than undisturbed dense forest (*cf.* GOUROV *et al.*, 1997). As a result, the overlap zone was wider than in Southern taiga (FIG. 1C).

Another example of "unusual" distribution of forest representatives was given by the consecutive broadening of the overlap zone in plot 2 during 1988-93 when the meadow began to be colonized by deciduous trees (GOUROV, 1994). Due to this succession, the contrast between forest and meadow declined noticeably. This was probably the reason for the broadening of the insect intercommunity transition (FIG. 2).

TURČEK (1975) connected the phenomenon of community interpenetration with the "tendency of the whole organic world to increase its organization". Thus, a more intensive penetration of elements from the higher organized ecosystem into a less organized one must take place. That is why, such an interchange between ecosystems is always asymmetric about the visual (topographic) boundary between them, and reflects the direction of ecological succession (MARGALEF, 1968). The analysis of overlaps in Figures 1-3 showed that most of them were markedly asymmetric about the visual borderline, and the representatives of forest beetle assemblages penetrated into grassland much more deeply.

ECOTONE AND COMMUNITY OVERLAP

It would appear important to examine the main features of the described overlap zones (with Plot 2 as an example) from the viewpoint of ODUM's (1971) definition of the ecotone: "a transition between two or more diverse communities as, for example, between forest and grassland... It is a junction zone or tension belt which may have considerable linear extent but is narrower than the adjoining community areas themselves. The ecotonal community commonly contains many of the organisms of each of the overlapping communities and, in addition, organisms which are characteristic of and often restricted to the ecotone. Often both the number of species and the population density of some of the species are greater in the ecotone than in the communities flanking it. This tendency for increased variety and density at community junctions is known as the edge effect" (ODUM, 1971, p. 157).

At first, it is clear that the overlap extention was very narrow in comparison to the width of the neighbouring meadow (300-400 m) and forest (> 3 km). Next, Table I demonstrates that Carabid species diversity was highest in the transition zone. Similar results for epigeic arthropods have been obtained by various authors (*e.g.* SCHÄEFER, 1974; GRUZNOVA & ZLOTIN, 1986; TERRELL-NIELD, 1986). The absolute number of species is a changing parameter which depends, to a high degree, on the sample size, and which is probably not useful for this type of analysis (GOUROV, 1990). Neither did the corresponding index, species richness, appear to be revealing,

Source : MNHN

but it showed a tendency to increase in the overlap zone (TABLE I).

The data in Table II indicate that the overlap zone differed significantly from the adjacent ecosystems in terms of the structure of the beetle community. Nevertheless, the similarity between the boundary complex and both adjacent assemblages was higher than between communities themselves (TABLE II) indicating on the "transitional" character of the delimited zone.

Hence, the overlap zone satisfies partly ODUM's definition of an ecotone, being characterized by a transitional character, appropriate size correlations, and also by the occurrence of edge effects in the distribution of organisms. So, it is possible to consider the overlap zone to be marked reflection of the ecotonal conditions. This suggestion was confirmed by the results of international project INTAS-94-0930 "Phytophagous Insects in Ecotones and their Impact upon Forest Ecosystems Stability and Regeneration" (BATTISTI *et al.*, 1998). The conclusion is not final and needs further verification by the analysis of the distribution of quite different biotic components in the same experimental plots. The attempt will be done in a companion paper (GOUROV, GODRON & LOSHCHEV, 1999) with the example of the distribution of soil-inhabiting wireworms (*Coleoptera*: *Elateridae*) characterized by the low capability to move for a long distance.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank A. BATTISTI (Institute of Agricultural Entomology, University of Padova) for kindly reviewing and discussing the materials; N. GOUROVA (Siberian University of Forest Technology, Krasnoyarsk) for her help in treating the data; and J. RUSEK (Institute of Soil Biology, Ceské Budejovice) for carefully reviewing the preliminary variant of the paper. V. SHILENKOV (Irkutsk State University, Irkutsk) kindly checked the identification of carabids. A. BABENKO (Tomsk State University), A. MOLOKOV and M. KONSTANTINOV (Krasnoyarsk State University) participated in the collection and treatment of materials.

REFERENCES

BATTISTI, A., GOUROV, A., ROQUES, A. & KHOMENTOVSKY, P., 1998.– *INTAS-94-930 "Phytophagous Insects in Ecotones and their Impact upon Forest Ecosystems Stability and Regeneration"*. Final Report. INTAS, Brussels: 120 p.

BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R., 1986.– *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, New York: 1068 p.

BEY-BIENKO, G.Y., 1966.– Habitat changes by terrestrial organisms as a biological principle. *J. Theor. Biol.*, 27: 5-21 (In Russian, with an English summary).

CHERNOV, Y.I., 1968.– Geographical zonality and terrestrial fauna. *Zool. Zh.*, 47: 973-989; 1125-1141. (In Russian with an English summary).

DI CASTRI, F., HANSEN, A.J. & HOLLAND, M.M. (eds), 1988.– *A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries*. Biology International, Special Issue 17, Paris: 163 p.

DMITRIENKO, V.K., 1984.– Population dynamics of upground predatoring beetles in the woodlands of Nizhnee Priangar'e. *Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk USSR, Biol. nauk.*, 18: 106-112. (In Russian, with an English summary).

DUELLI, R., STUDER, M., MARCHAND, I. & JAKOB, S., 1990.– Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biol. Conserv.*, 54: 193-207.

ERYSHOV, V. I. & TROFIMOVA, O.L., 1984.– The study on the habitat distribution of some carabid species. *In*: KUPRESSOVA, V.B. (ed), *Orientation of insects and ticks*. Tomsk State University, Tomsk: 78-80. (In Russian).

GILYAROV, M.S., 1965.– *Zoological method of soil diagnostics*. Nauka, Moscow: 278 p. (In Russian).

GODRON, M., 1973.– Analyse d'un échantillonnage en ligne dans la savane de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, E 6 (2): 25-31.

GOUROV, A.V., 1990.– Distribution of wireworms across the boundary between forest and meadow. *In: Successes of Entomology in the USSR. Forest Entomology*. Proc. X Congress of the All-Union Entomological Society. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad: 33-35. (In Russian).

GOUROV, A.V., 1994.– Territorial mosaic and the problem of boundaries (In case of secondary succession). *In:* CATTANEO, D. & SEMENZATO, P. (eds), *Landscape ecology - Ecologia del paesaggio*. Atti del XXXI Corso di Cultura in Ecologia (1994). Universit· degli Studi di Padova, Padova: 97-117.

GOUROV, A., BATTISTI, A., AIMI, A., KHOMENTOVSKI, P. & ROQUES, A., 1997.– Biodiversity and edge-effects in the arthropod communities of Alpine and Siberian forest ecosystems. *In*: BORGHETTI, M. (ed), *La ricerca italiana per le foreste e la selvicoltura. SISEF Atti*, 1: 101-106.

GRINFELD, E.K., 1948.– Observations on the habitat distribution of ground beetles (*Carabidae*), carrion beetles (*Silphidae*) and some other upground insects. *Rev. Entomol. URSS*, 30: 154-156. (In Russian).

GRUZNOVA, I.V. & ZLOTIN, R.I., 1986.– Structure of complexes of epigeic arthropods in forest/steppe ecotone. *In:* BAZILEVICH, N.I. & ZLOTIN, R.I. (eds), *Dynamics of biota in the ecosystems of Central forest-steppe zone (of the USSR)*. Institute of Geography of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow: 91-105. (In Russian).

HANSEN, A.J. & DI CASTRI, F. (eds), 1992.– *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer- Werlag, Berlin: 458 p.

HOLLAND, M.M., RISSER, P.G. & NAIMAN, R.J. (eds), 1991.– *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman & Hall, New York: 142 p.

HURKA, K., 1996.– *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlin: 565 p.

KLIMEŠ, L. & SECHTEROVÁ, E., 1989.– Epigaeic arthropods across an arable land and grassland interface. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 86: 459-475.

KOLOMYTZ, E.G., 1987.– *Landscape investigations in transitional zones (Methodological aspect)*. Nauka, Moscow: 120 p. (In Russian).

Source : MNHN

LINDROTH, C.H., 1985.– *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Fauna Entomologica Scandinavica 15. Part 1-2. Scandinavian Science Press, Copenhagen: 498 p.

LOREAU, M., 1988.– Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest carabid community. *Pedobiologia*, 31: 75-87.

MARGALEF, R., 1968.– *Perspectives in ecological theory*. Chicago University Press, Chicago: 111 p.

MARGALEF, R., 1979.– The organization of space. *Oikos*, 33: 152-159.

MASKAEV, Y. M., 1971.– Ecological conditions of nearborder coenoses in Kansk forest-steppe district. *In:* KUMINOVA, A.V. (ed), *Vegetation of the right bank of Yenisei river*. Nauka, Novosibirsk: 288-304. (In Russian).

MORDKOVICH, V.G., 1973.– The order of predominance of the mesoherpetobium ecological groups in the process of seasonal development of communities in the Baraba forest-steppe. *Zool. Zh.*, 52: 1490-1497. (In Russian).

NITZENKO, A.A., 1973.– Boundaries of plant associations and synusies in vegetational cover. Morphology, reasonal conditionality and dynamics. *In:* SAMOILOV, Y.I. (ed), *Investigations on structure and construction of vegetation cover*. Leningrad State University, Leningrad: 17-243. (In Russian).

NOVOTNY, V., 1990.– Are the parameters of leafhopper (Auchenorrhyncha) and plant communities confluent? A case study of grass and sedge vegetation. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 87: 459-469.

ODUM, E.P., 1971.– *Fundamentals of ecology*. 3rd edition. Saunders, Philadelphia: 574 p.

PESENKO, Y.A., 1982.– *Principles and methods of numerical analysis in faunistic researches*. Nauka, Moscow: 316 p. (In Russian).

RISSER, P.G., 1993.– Ecotones at local to regional scales from around the world. *Ecol. Appl.*, 3: 367-368.

RUSEK, J., 1992.– Distribution and dynamics of soil organisms across ecotones. *In:* HANSEN, A.J. & DI CASTRI, F. (eds), *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer-Werlag, Berlin: 196-214.

SCHÄEFER, M., 1974.– Auswirkung natürlicher und experimenteller Störungen in Grenzzonen von Ökosystemen, untersucht am Beispiel der epigäischen Arthropodenfauna. *Pedobiologia*, 14: 51-60.

SHILENKOV, V.G. (compiler), 1982a.– *Methods of study of fauna and ecology of Coleoptera (On the example of ground beetles: Coleoptera, Carabidae)*. Irkutsk State University, Irkutsk: 58 p. (In Russian).

SHILENKOV, V.G., 1982b.– Some notes on South Siberian *Trechini* (*Coleoptera, Carabidae*) with descriptions of three new species. *Ann. Hist.–Nat. Mus. Natl. Hung.*, 74: 85-91.

SHILENKOV, V.G. & KORSHUNOV, Y. P., 1985.– On the carabid (*Coleoptera, Carabidae*) fauna of Hakasia. *In*: ZOLOTARENKO, G.S. (ed), *Arthropods of Siberia and Far East*. Nauka, Novosibirsk: 67-75. (In Russian).

SHUBECK, P.P., 1993.– An ecotonal study of carrion beetles (*Coleoptera, Silphidae)* in the Great Swamp National Wildlife Refuge, New Jersey. *Entomol. News*, 104: 88-92.

TERRELL-NIELD, C.E., 1986.– Ecotones and community boundaries: analysis by pitfall trapping. *Field Stud.*, 6: 407-428.

TURČEK, F.J., 1975.– Ekological penetration and its meaning in ecosystems and landscape. *Biologia (Bratislava)*, 30: 557-565. (In Slovakian).

WALLIN, H., 1985.– Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia*, 28: 19-34.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les *Carabidae* et *Silphidae* très mobiles ont été recueillis dans des pièges placés sur des transects forêt-prairie longs de 40 mètres dans trois stations de Sibérie centrale :

1) forêt-steppe (90° 04' E; 55° 12' N) de Bouleau verruqueux, Mélèze de Sibérie et Pin sylvestre;

2) taïga (90° 33' E; 55° 22' N) de Conifères divers où le Tremble apparaît après les coupes forestières;

3) forêt mélangée dominée par le Pin sylvestre (100° 30'E; 55° 31').

Dans les stations 1 et 3, les observations ont été faites une seule fois, en 1988. Dans la station 2, les observations ont été répétées sur 10 transects voisins, a quatre ou cinq reprises, en 1992 et 1993.

Au total, 16 080 individus appartenant à 50 espèces ont été trouvés.

Dans tous les transects, la limite entre la forêt et la prairie (ou la coupe forestière, pour la troisième station) est nettement tranchée. Il était donc logique de commencer par faire un test de χ^2 entre le nombre de captures dans la forêt et dans la prairie, et ce test a montre que certaines espèces abondantes sont significativement plus fréquentes dans les forêts ou, inversement, dans les prairies.

Mais ce test n'est pas adéquat pour les espèces rares et, surtout, il ne permet pas de séparer, d'une part, les espèces "indifférents", qui vivent aussi bien en forêt qu'en prairie ou sur la lisière et, d'autre part, les espèces qui vivent plutôt à proximité de la lisière et qui pourraient être caractéristiques d'un écotone. En effet, il donne le même poids à une présence située au cœur de la forêt ou de la prairie.

C'est pourquoi nous avons calculé le barycentre de chaque espèce, puis la moyenne et la variance de la distribution des barycentres pour chaque espèce dans la station où des observations répétées ont été réalisées.

Plusieurs espèces peu abondantes ont ainsi pu être reconnues comme liées à la forêt ou à la prairie. Le plus intéressant a été de constater que les espèces "indifférents" - qui sont presque aussi souvent d'un côté que de l'autre de la lisière - vivent généralement dans la forêt aussi bien que dans la prairie. Il n'y a guère qu'une espèce (*Pterostichus strenuus*) sur 50 qui semble vivre préférentiellement à proximité de la lisière, plutôt que dans la forêt ou la prairie.

Une première conclusion est qu'il semble difficile de considérer, pour ces espèces mobiles, qu'un écotone *sensu stricto* existe entre la forêt et la prairie. Il existe évidemment une lisière où les conditions de milieu sont intermédiaires entre la forêt et la prairie - ce que certains auteurs considèrent comme suffisant pour définir un écotone - mais cette lisière ne semble pas offrir des conditions de vie spécialement favorables a certaines espèces de *Carabidae* ou de *Silphidae*. Il sera intéressant de voir ce qu'il en est pour d'autres Insectes moins mobiles.

Puisque des espèces "forestières" et des espèces "prairiales" ont pu être caractérisées, il est possible de compter le nombre d'espèces de chacun de ces deux types qui sont présentes dans chaque fragment de la ligne de pièges. On fait ainsi apparaître la partie du transect qui est dominée par les espèces forestières ou par les espèces prairiales et l'on voit que les espèces forestières enjambent assez souvent la frontière entre forêt et prairie et que l'inverse est beaucoup moins marqué.

Source : MNHN

APPENDIX

APPENDIX 1.– Number of specimens and site preferences of Carabid beetles in Plot 1 (Southern forest-steppe zone, Krasnoyarsk province, Siberia, 15-18 June 1988). *Nombre de spécimens et "préférences" des Scarabées epigés dans le site 1 (forêt-steppe méridionale, 15-18 juin 1988).*

Species	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	Barycentre	Preference*
		Forest	Meadow	Total	%			
Bembidion lampros Herbst	D	0	159	159	17.2	1.87×10^{-36}	36	M / M
Pterostichus magus Eschscholtz	- " -	120	23	143	15.5	5×10^{-16}	13	F / F
Carabus aeruginosus Fischer von Waldheim	- " -	135	6	141	15.2	1.72×10^{-27}	8	F / F
Pterostichus oblongopunctatus Fabricius	SD	131	3	134	14.5	2.02×10^{-28}	9	F / F
Poecilus versicolor Sturm	- " -	2		88	909.7	1.24×10^{-19}	32	M / M
Amara aenea De Geer	- " -	1	70	71	7.7	2.64×10^{-16}	34	M / M
Pterostichus dilutipes Motschulsky	- " -	42	8	50	5.4	1.52×10^{-6}	9	F / F
Pterostichus maurusiacus Mannerheim	R	38	2	40	4.3	1.25×10^{-8}	12	F / F
Carabus regalis Fischer von Waldheim	- " -	26	5	31	3.4	0.000162	8	F / F
Amara communis Panzer	- " -	21	5	26	2.8	0.001702	17	F / B
Poecilus fortipes Chaudoir	- " -	2	22	24	2.6	4.46×10^{-5}	30	M / M
Harpalus latus Linnaeus	RA	7	0	7	0.8	–	21	ind. / B
Calathus micropterus Duftschmid	- " -	4	0	4	0.4	–	14	ind. /F
Harpalus affinis Fabricius	- " -	0	4	4	0.4	–	38	ind. / M
Agonum fuliginosum Panzer	- " -	1	0	1	0.1	–	–	ind. / ind
Total:		**530**	**397**	**925**	**100**			

D - dominants; SD - subdominants; R - recedents; RA - rare or accidental species.
* On the left – mark of preference determined by χ^2 method; on the right – mark of preference determined by barycenter method:
B - border; M - meadow; F - forest; ind. - preference is indeterminable

APPENDIX 2.– Number of specimens and site preferences of epigeic beetles in Plot 2 (Southern taiga zone, Krasnoyarsk province, Siberia, June-August 1988-93). *Nombre de spécimens et "préférences" des Scarabées épigés dans le site 2 (taïga méridionale, juin a août 1988-1993).*

Species	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	B Barycentre	V Variance	P* Preference
		Forest	Meadow	Total	%				
CARABIDAE									
Pterostichus dilutipes Motschulsky	D	2278	477	2755	24.4	5.1×10^{-58}	15	2.5	F / F
Pterostichus magus Eschscholtz	- " -	1624	195	1819	16.1	8.8×10^{-246}	14	5.8	F / F
Pterostichus oblongopunctatus Fabricius	- " -	1616	137	1753	15.6	5.73×10^{-273}	10	7.0	F / F
Epaphius secalis Paykull	SD	107	781	888	7.9	2.88×10^{-113}	26	53.9	M / M
Pterostichus niger Schaller	- " -	378	366	744	6.6	0.78674257	18	51.7	I / I
Pterostichus melanarius Illiger	- " -	378	198	576	5.1	6.07×10^{-14}	14	28.0	F / F
Amara nitida Sturm	- " -	10	560	570	5.0	7.55×10^{-118}	34	13.9	M / M
Poecilus versicolor Sturm	R	25	445	470	4.2	5.3×10^{-84}	29	5.8	M / M
Carabus regalis Fischer von Waldheim	- " -	245	171	416	3.7	0.00028546	14	96.0	F / F
Carabus aeruginosus Fischer von Waldheim	- " -	210	28	238	2.1	4.03×10^{-32}	12	21.1	F / F
Amara communis Panzer	- " -	23	146	169	1.5	1.45×10^{-21}	29	19.3	M / M
Carabus henningi Fischer von Waldheim	- " -	120	42	162	1.4	8.89×10^{-10}	10	45.4	F / F
Harpalus latus Linnaeus	- " -	58	96	154	1.4	0.00167392	20	94.6	M / I
Carabus schoenherri Fischer von Waldheim	- " -	117	15	132	1.2	1.48×10^{-18}	9	57.8	F / F
Pterostichus strenuus Panzer	RA	64	11	75	0.7	9.36×10^{-10}	18	104.6	F / B
Bembidion lampros Herbst	- " -	0	66	66	0.6	4.51×10^{-16}	31	22.7	M / M
Harpalus rufipes De Geer	- " -	16	42	58	0.5	0.00064024	26	65.0	M / M
Calathus micropterus Duftschmid	- " -	48	7	55	0.5	3.23×10^{-8}	16	186.4	F / F
Microlestes minutulus Goeze	- " -	2	33	35	0.3	1.61×10^{-7}	32	6.2	M / M
Pterostichus maurusiacus Mannerheim	- " -	4	21	25	0.2	0.00067386	23	90.7	M / M
Calathus melanocephalus Linnaeus	- " -	1	15	16	0.1	–	31	82.7	ind. / M

Source : MNHN

Species *Appendix 2 (continued)*	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	B Barycentre	V Variance	P* Preference
		Forest	Meadow	Total	%				
Poecilus fortipes Chaudoir	-" -	0	15	15	0.1	–	35	28.8	ind. / M
Amara tibialis Paykull	- " -	0	12	12	0.1	–	35	4.8	ind. /
Notiophilus sp.	- " -	4	6	10	0.1	–	27	151.0	ind. / I
Agonum sp.	- " -	4	3	7	0.1	–	23	91.0	ind. / I
Badister bipustulatus Fabricius	- " -	5	2	7	0.1	–	16	189.8	ind. / I
Pterostichus ehnbergi Poppius	- " -	5	1	6	0.1	–	15	54.7	ind. / F
Ophonus sp.	- " -	0	5	5	0.04	–	33	43.6	ind. / M
Agonum sexpunctatum Linnaeus	- " -	0	4	4	0.03	–	34	42.3	ind. / M
Amara bifrons Gyllenhal	- " -	0	4	4	0.03	–	≤40	0	ind. / M
Amara eurinota Panzer	- " -	0	4	4	0.03	–	≤40	0	ind. / M
Synuchus vivalis Paykull	- " -	1	2	3	0.03	–	≤40	0	ind. / M
Clivina fossor Linnaeus	- " -	1	1	2	0.02	–	15	110.3	ind. / I
Curtonotus aulicus Panzer	- " -	1	1	2	0.02	–	37	0	ind. / ind.
Leistus terminatus Panzer	- " -	1	1	2	0.02	–	16	42.3	ind. / I
Leistus niger Gebler	- " -	1	1	2	0.02	–	25	225.0	ind. / I
Loricera pilicornis Fabricius	- " -	1	1	2	0.02	–	15	144.0	ind. / I
Agonum alpinum Motschulsky	- " -	1	0	1	0.01	–	≤40	0	ind. / M
Agonum assimile Paykull	- " -	1	0	1	0.01	–	11	0	ind. / ind.
Agonum gracilipes Duftschmid	- " -	1	0	1	0.01	–	11	0	ind. / ind.
Bembidion quadrimaculatum Linnaeus	- " -	0	1	1	0.01	–	25	0	ind. / ind.
Total:		7351	3916	11267	100				
SILPHIDAE									
Silpha obscura Linnaeus	D	46	2153	2199	58.5	0	31	4.2	M / M
Silpha carinata Herbst	- " -	134	1350	1484	39.5	2.47×10^{-218}	29	13.4	M / M
Phosphuga atrata Linnaeus	R	27	42	69	1.8	0.09191107	19	103.4	I / I
Xylodrepa quadripunctata Linnaeus	RA	4	0	4	0.1	–	4	0	ind. / F
Oeceoptoma thoracica	- " -	2	1	3	0.1	–	16	60.7	ind. / I
Total :	213	3546	3759	100					

D - dominants; SD - subdominants; R - recedents; RA - rare or accidental species.

* On the left – mark of preference determined by χ^2 method; on the right – mark of preference determined by barycenter method: B - border; M - meadow; F - forest; I - indifferent; ind. - preference is indeterminable.

APPENDIX 3.– Number of specimens and site preferences of carabid beetles in Plot 3 (Scots pine forests of Angara plateau, Irkutsk province, Siberia, 15-18 June 1988). *Nombre de spécimens et "préférences" des Scarabées épigés dans le site 1 (forêt de Pin sylvestre du plateau de l'Angara, 15-18 juin 1988).*

Species	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	Barycentre	Preference*
		Forest	Meadow	Total	%			
Carabus aeruginosus Fischer von Waldheim	D	27	32	59	45.7	0.515082	21 I / I	
Pterostichus dilutipes Motschulsky	SD	14	5	19	14.7	0.038947	13	F / F
Pterostichus magus Eschscholtz	- " -	6	10	16	12.4	–	23	ind. / I
Poecilus versicolor Sturm	- " -	0	11	11	8.5	–	33	ind. / C
Pterostichus maurusiacus Mannerheim	- " -	2	5	7	5.4	–	19	ind. / I
Carabus henningi Fischer	R	0	6	6	4.7	–	28	ind. / C
Amara sp.	- " -	0	3	3	2.3	–	28	ind. / C
Harpalus latus Linnaeus	- " -	2	1	3	2.3	–	37	ind. / C
Bembidion lampros Herbst	- " -	0	2	2	1.6	–	≤40	ind. / C
Carabus arvensis Herbst	- " -	0	2	2	1.6	–	25	ind. / B
Pterostichus adstrictus Eschscholtz	RA	1	0	1	0.8	–	4	ind. / ind.
Total:		52	77	129	100			

D - dominants; SD - subdominants; R - recedents; RA - rare or accidental species.

* On the left – mark of preference determined by χ^2 method; on the right – mark of preference determined by barycenter method: C - cutover; B - border; F - forest; I - indifferent; ind. - preference is indeterminable.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 30 (3) 1999 : 177-186

OVERLAP IN DISTRIBUTION OF FOREST AND MEADOW INSECT SPECIES IN MESOECOTONES. II. ASSEMBLAGES OF SOIL-INHABITING WIREWORMS (*COLEOPTERA: ELATERIDAE*)*

Andrei GOUROV[(1)]*, Michel GODRON[(2)] & Sergei LOSHCHEV[(1)]

[(1)]*Department of Zoology, V.N.Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,660036 Krasnoyarsk, Akademgorodok, Russia*

[(2)]*La Graineterie, 18410 Brinon sur Sauldre, France*

SUMMARY
(original scientific paper)

*The distribution of forest and meadow assemblages of wireworms (*Coleoptera: Elateridae*) in relation to different forest borders was studied by soil sampling in 1987-1990 in two sites of Central Siberia, Russia. 1852 larvae, pupae and teneral adults were collected from 478 soil samples of 0.25 m². Mainly, the investigations were made along transects where the distribution of epigeic beetles had been previously observed by pitfall trapping. The purpose was to reveal a possible similarity in the distribution of soil and epigeic insects of the same size class. The overlap zone in the distribution of forest and meadow wireworms appeared to be similar to that of epigeic beetles. The extension of overlap varied from 17.1±4.8 m on the northern forest borders, to 10.3±2.1 m on the southern borders.*

KEY WORDS: Central Siberia - Wireworms - Neighbouring communities - Distribution - Overlap zone - Ecotone.

RÉSUMÉ
(travail original)

DISTRIBUTION DES LARVES DE COLÉOPTERES ÉLATÉRIDÉS DU SOL SUR DES TRANSECTS FORÊT-PRAIRIE DE SIBÉRIE
Sur des transects forêt-prairie placés dans deux sites de Sibérie centrale, les Coléoptères Elatéridés ont été collectés dans 478 placettes de 0,25 m². Au total, 1852 larves, pupes et adultes immatures appartenant à 16 espèces ont été trouvées. Les Carabidés et Silphidés avaient aussi été observés sur ces transects, et nous avons regardé si les distributions spatiales de ces deux groupes présentaient des similitudes avec celles des Elatéridés. La distribution spatiale de chaque espèce sur les transects a été analysée : trois espèces se cantonnaient nettement dans la forêt et quatre espèces ont été trouvées seulement dans la prairie ; cinq espèces étaient trop rares pour donner des résultats significatifs, mais six espèces étaient trouvées aussi bien dans la forêt que dans la prairie ou sur la lisière.

MOTS CLÉS : Siberia centrale - *Carabidae* et *Silphidae* - Zone d'enjambement - Comportement des espèces.

INTRODUCTION

It seems to be evident that a knowledge of wireworms in their natural habitats is fundamental to an understanding of their occurrence in agro-ecosystems (SALT & HOLLICK, 1944). Meanwhile, the comparison studies of the distribution patterns of wireworms did not come to the proper attention of researchers, although the general descriptions of habitat preferences of these insects have been previously done for several regions (GUR'EVA, 1958; ALEINIKOVA, 1962; CHEREPANOV, 1965; NADVORNYJ, 1968; BESSOLITSYNA, 1974). The information on the habitats of adult Elaterids but not of their larvae is given in a number of large reviews (*e.g.* D'AGUILAR, 1961; PLATIA, 1994), whereas the preferable habitats can differ for larvae and images (VILLANI & WRIGHT, 1990). For example, the adults of several forest Elaterid species, the larval development of which performs in decaying wood, were found to be also meadow inhabitants (RAATIKAINEN & IIVARINEN, 1986, but see also STRIGANOVA, 1967).

The habitats of species are often determined by local environmental conditions and can be changed in a wide

* Present address and Correspondence: INRA, Centre de recherches d'Orléans, Station de Zoologie Forestière. Avenue de la Pomme de Pin, B.P. 20619 Ardon, 45166 Olivet Cedex, France.

Source : MNHN

range of space and time (BEY-BIENKO, 1966). For soil-inhabiting insects, it has been repeatedly demonstrated that the assessment of insect species to be representative of "forest" or "steppe" assemblages must be related to the local conditions because in different vegetation zones the same species can prefer different habitats (BEREZINA, 1960; GILYAROV, 1962). On a local scale, the soil fauna is heterogeneously distributed between different habitats and it is possible to recognize rather loosely defined species assemblages which are usually associated with certain habitat types (ANDERSON, 1977).

The phenomenon of community overlap is widespread. In the first part of this study (GOUROV *et al.*, 1999), the distribution of epigeic beetles (Coleoptera: Carabidae; Silphidae) in relation to forest borders has been analyzed in different vegetation zones of Central Siberia (Russia) and the overlap in distribution of neighbouring "grassland" and "forest" assemblages determined. It is well known that epigeic beetles are characterized by relatively high mobility (THIELE, 1977), whereas soil-dwelling wireworms (Coleoptera: Elateridae) are more limited in their movements (DOBROVOLSKY, 1970). In addition, wireworms need to stay in the soil for development for a long period of time: in Western Europe (England) up to 4 years (SALT & HOLLICK, 1944), in Northern Europe (Baltic Region) up to 5 years (RUBEL', 1961), in Southern Europe (Italy) up to 6 years (PESARINI, 1984) and under Siberian conditions up to 7 years (CHEREPANOV, 1965). The question is: do such different insect groups show comparable distributions patterns between adjacent ecosystems? The results of such a comparison could provide additional information about the structure of insect communities in meso-ecotones.

MATERIALS AND METHODS

SITE DESCRIPTION

The distribution patterns of soil-inhabiting wireworms were studied in 1987-1990 in two vegetation zones of Central Siberia (Russia). The following experimental plots were involved in the observations.

1. Northern forest-steppe zone. Krasnoyarsk province, Bolshaya Murta district, 90°32' E, 55°22' N, left bank of the Yenisei river. This is a zone of birch, mixed pine/birch and pure pine forests. The experimental plot was placed on the boundary between mesophytic meadow and mixed riparian forest (*Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Populus tremula* L.). The primary spruce and pine stands were destroyed by harvest, and a 20 m border belt constituted of aspens and birches occurred in the period of observation. The detailed description of the site and the scheme of the distribution of arboreal vegetation along the transects are given in GOUROV *et al.* (1997). Both in the forest and meadow, the soil was mainly represented by the meadow chernozem type, although the turf layer was markedly developed in the meadow only.

2. Southern taiga zone (South Yenisei Ridge). Krasnoyarsk province, Bolshaya Murta district, 90°33' E, 55°22' N. This is a zone of southern taiga dark coniferous forests, situated on the right bank of the Yenisei river. The experimental plot was placed in the watershed plateau, on the boundary between a mesophytic meadow and a 30 to 40-year-old secondary aspen (*Populus tremula*) stand, originated after the harvest and fire. The more detailed description and history of this plot are given in GOUROV (1994). The forest grey soil was predominant both in the forest and meadow, whereas under the forest canopy it was more dry and textured (granulated) and had not a developed turf layer. In the meadow, a well-developed turf bed occupied the upper 8 to 10 cm soil horizon and the dense argillaceous layer occurred at the depth of 30 cm.

RESEARCH METHODS

The distribution of forest and meadow wireworms was examined along orthogonal transects crossing the forest border at right angles. The samplings were performed at the end of the warm season, in August 1987 (Plot 1) and in August and September 1988-1990 (Plot 2). Earlier in the season (from June to early August), some of these transects were used for the study of epigeic beetles distribution (GOUROV *et al.*, 1999). In Plot 1, six transects (with the maximum length of 34 m) crossed the northern border. In Plot 2, six 40 m length transects crossed the southern forest border, and two crossed the northern border (in the latter, the sampling was performed in August 1990 only).

Sampling was carried out at 1 m intervals in two opposite directions, beginning at a conventional "zero" point corresponding to the visual border line. Soil samples of 0.25 m^2 were taken following standard soil zoology practice in Russia (GILYAROV, 1987). An optimal sampling depth of 30 cm was determined (GOUROV, 1990). Soil blocks were sorted by hand, because this procedure is easy and convenient in field conditions. In addition, it is quite accurate for large soil insects (GILYAROV, 1987), whereas it can be inefficacious for first instar larvae (SALT & HOLLICK, 1944). It is known that the site selection, the size and number of samples, as well as the time schedule of sampling must largely be the responsibility of the individual worker (KÜNHELT, 1963). We extended this assumption to the way of sorting of soil blocks, because of (a) our aims did not include the evaluation of the total populations of wireworms as it was done in the study of SALT & HOLLICK (1944), and (b) the whole hand searching was

Source : MNHN

performed by the first and third authors only, to eliminate the "experimentator's errors". 478 soil samples were taken in all and a total of 1602 larvae, 27 pupae and 124 teneral adults of 16 Elaterid species were collected. The insect specimens were placed in 70% alcohol and identified in the laboratory. The pupae were identified to the generic level. For this paper, we used the nomenclature according mainly to GOBBI & PLATIA (1995).

ASSESSMENT OF SPECIES PREFERENCES

The assessment of species preferences was performed in two stages. In the preliminary stage, the data of collections in each plot separately were summarized in cumulative tables for all the periods of observation. Summarized data were used to identify the status of each species in the community: species showed relative abundance of more than 15% of the total numbers of specimens caught were taken as dominants (D), 5 to 15% - as subdominants (SD), 1 to 5 % - as recedents (R), and <1% - as rare or accidental species (RA) (SHILENKOV, 1982; GRUZNOVA & ZLOTIN, 1986). A species was taken as abundant if the total number of its specimens caught was not lower than 20. Then, the numbers of specimens found in the forest and in the meadow were calculated separately for each abundant species. These numbers were compared by χ^2 test. The preference was determined by the significantly higher abundance of species in one of compared biotopes (F - forest, M - meadow). If the difference in abundance was not statistically significant, the species was taken as indifferent (I).

In the second stage, the distribution of each abundant species along the transect was analyzed by the set of statistical programs "Alice" created by the second author (GODRON, 1973). Among the programs dedicated to the distribution of the presences along the transect, we have chosen the computation of the "barycentre" of each species because it does not emphasize the weight of erratic presences.

The barycentre of the presences of a species is the mathematical expression of the centre of gravity of this species in the transect. For example, if two individuals of a species are found in the sample n° 6 and one individual in the sample n° 9, the abscissa of the barycentre in that transect is:

$$[(2 \times 6) + (1 \times 9)] / 2 + 1 = (12 + 9) / 3 = 21 / 3 = 7$$

The program computes the means of the barycentres of species along all the transects and their variances.

DELIMITATION OF OVERLAP ZONE

In the first stage, the distribution of every abundant species, showing a marked preference, was graphically interpreted by using the method of three-points running means of the numbers of specimens collected along the transect (LOREAU, 1988) for every sampling period. The limit of continuous penetration of every "forest" or "meadow" (= indicative) species into adjacent biotope was accepted when no more specimens were found into three consequent samples (meters) of a transect during the observation. This operation was repeated for the total numbers of specimens of indicative species with the forest or meadow preferences. The average distances of group penetration into adjacent biotope were taken as the limits of overlap zone.

RESULTS

DISTRIBUTION PATTERNS AND PREFERENCES

Under the riparian conditions of Plot 1, the wireworm assemblages were represented by nine species (TAB. I). All abundant species were found in both neighbouring biotopes but showed a preference for one habitat type anyway. One dominant species, *Dalopius marginatus* L., showed a significant preference ($\chi^2 = 4.28 \times 10^{-13}$, $P < 0.01$) for forest conditions, whereas other three dominants, *Agriotes obscurus* L., *Agriotes lineatus* L. and *Agriotes sputator* L. were characterized as meadow species ($\chi^2 = 7.84 \times 10^{-7}$; $\chi^2 = 6.05 \times 10^{-7}$; $\chi^2 = 0.000689$, correspondingly; $P < 0.01$) (TAB. I). The recedent species, *Aplotarsus tibialis* Schw., was not abundant enough to determine its preference by χ^2 method, although the barycentre method showed the absence of preference for this species (barycentre 1.5; variance 48.5). All other species were not abundant having been found in one of compared biotopes (TAB I).

In southern taiga (Plot 2), *Agriotes* and some *Selatosomus* specimens found near the northern forest border were identified to the generic level and thus, the total number of species sampled was determined approximately as about eleven species (*Agriotes* spp., *A. obscurus*, *A. lineatus*, *A. sputator*, *Selatosomus* spp., *S. aeneus* L., *S. rugosus* Germ.) (TAB. II). Thus, the numbers of wireworm species found near the northern forest borders under the watershed conditions and in the riparian site were comparable: 10 and 9 species correspondingly. In this case, the meadow assemblages were richer than forest assemblages both in species and individuals (*cf.* Table I and II). *D. marginatus* was abundant in the forest as well as in the meadow near the northern border in Plot 2, and thus, it was taken as "indifferent" for this peculiar site ($\chi^2 = 0.5876$), although the barycentre method showed the occurrence of the preference for forest conditions in case of this species (barycentre - 2.53; variance 0.5). The preferences of *Agriotes* species group were similar in both northern border sites (TAB. I and II).

Source : MNHN

TABLE I.– Number of specimens and site preferences of wireworms (Coleoptera: Elateridae) under riparian conditions in Plot 1 (Northern forest-steppe zone, Krasnoyarsk province, Siberia, August 1987). *Nombre de spécimens et "préférences" de Coléoptères Élatéridés en situation riveraire dans le Site 1 (Forêt-Steppe septentrionale, province de Krasnoyarsk, Sibérie, août 1987).*

Species	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	B Barycentre	V Variance	P* Preference
		Forest	Meadow	Total	%				
Dalopius marginatus Linnaeus	D	93	17	110	34.1	4.28×10^{-13}	- 3.8	9.7	F / F
Agriotes obscurus Linnaeus	- " -	19	64	83	25.7	7.84×10^{-7}	18.3	18.3	M / M
Agriotes lineatus Linnaeus	- " -	10	48	58	18.0	6.05×10^{-7}	17.5	17.5	M / M
Agriotes sputator Linnaeus	- " -	13	37	50	15.5	0.000689	5.9	5.9	M / M
Aplotarsus tibialis Schwarz	R	5	10	15	4.6	–	1.5	48.5	ind. / I
Agripnus murinus Linnaeus	RA	0	4	4	1.2	–	–	–	ind. / M
Athous subfuscus Müller	- " -	1	0	1	0.3	–	–	–	ind. / ind.
Selatosomus aeneus Linnaeus	- " -	0	1	1	0.3	–	–	–	ind. / ind.
Selatosomus rugosus Germar	- " -	1	0	1	0.3	–	–	–	ind. / ind.
Total:		142	181	323	100				

D - dominants; R - recedents; RA - rare or accidental species.

* On the left – mark of site preference determined by χ^2 method; on the right – mark of site preference determined by barycenter method: F - forest; I - indifferent; ind. - preference is indeterminable due to low abundance; M - meadow.

TABLE II.– Number of specimens and site preferences of wireworms (Coleoptera: Elateridae) in watershed plateau, Plot 2 (Southern taiga zone, Krasnoyarsk province, Siberia, August-September 1988-1990). *Nombre de spécimens et "préférences" de Coléoptères Élatéridés dans la zone de partage des eaux (plateau), Site 2 (Taïga méridionale, province de Krasnoyarsk, Siberie, août-septembre 1988-1990).*

Species	Status	Number of specimens caught				P (χ^2)	B Barycentre	V Variance	P* Preference
		Forest	Meadow	Total	%				
Southern border									
Dalopius marginatus Linnaeus	D	341	64	405	35.2	4.18×10^{-43}	- 7.0	2.9	F / F
Agriotes obscurus Linnaeus	- " -	36	295	331	28.8	5.48×10^{-46}	9.4	2.7	M / M
Selatosomus aeneus Linnaeus	- " -	183	18	201	17.5	2.64×10^{-31}	- 5.1	1.3	F / F
Agriotes lineatus Linnaeus	SD	6	91	97	8.4	6.11×10^{-18}	8.6	2.0	M / M
Agripnus murinus Linnaeus	R	2	45	47	4.0	3.56×10^{-10}	11.1	4.5	M / M
Paraphotistus impressus Fabricius	- " -	18	1	19	1.6	–	- 4.6	7.2	ind. / F
Selatosomus rugosus Germar	- " -	17	1	18	1.6	–	- 5.2	13.3	ind. / F
Agriotes spp.	- " -	2	14	16	–	–	8.4	4.3	ind. / M
Agriotes sputator Linnaeus	RA	1	9	10	0.9	–	5.5	110.9	ind. / M
Ctenicera pectinicornis Linnaeus	- " -	0	9	9	0.8	–	6.7	1.7	ind. / M
Ctenicera cuprea Fabricius	- " -	1	6	7	0.6	–	12.2	38.5	ind. / M
Denticollis varians Germar	- " -	2	1	3	0.3	–	- 9.0	17.8	ind. / F
Selatosomus spp.	- " -	3	0	3	–	–	- 2.7	3.8	ind. / F
Aplotarsus tibialis Schwarz	- " -	0	1	1	0.1	–	8.5	0	ind. / ind.
Limonius sp.	- " -	1	0	1	0.1	–	- 7.5	0	ind. / ind.
Selatosomus incanus Gyllenhal	- " -	0	1	1	0.1	–	2.5	0	ind. / ind.
Total:		613	556	1169	100				
Northern border									
Agriotes spp.	D	1	128	129	49.4	5.01×10^{-29}	10.3	0.001	M / M
Dalopius marginatus Linnaeus	- " -	45	40	85	32.5	0.5876	- 2.53	0.5	I / F
Ctenicera pectinicornis Linnaeus	SD	0	25	25	9.6	5.73×10^{-7}	14.6	0.19	M / M
Selatosomus aeneus Linnaeus	- " -	17	1	18 6.9	–	- 5.83	2.71	–	ind. / F
Agripnus murinus Linnaeus	RA	0	1	1	0.4	–	–	–	ind. / ind.
Aplotarsus tibialis Schwarz	- " -	1	0	1	0.4	–	–	–	ind. / ind.
Denticollis varians Germar	- " -	1	0	1	0.4	–	–	–	ind. / ind.
Selatosomus spp.	- " -	1	0	1	0.4	–	–	–	ind. / ind.
Total:		142	181	323	100				

D - dominants; SD - subdominants; R - recedents; RA - rare or accidental species.

* On the left – mark of site preference determined by χ^2 method; on the right – mark of site preference determined by barycenter method: F - forest; I - indifferent; ind. - preference is indeterminable due to low abundance; M - meadow.

Source : MNHN

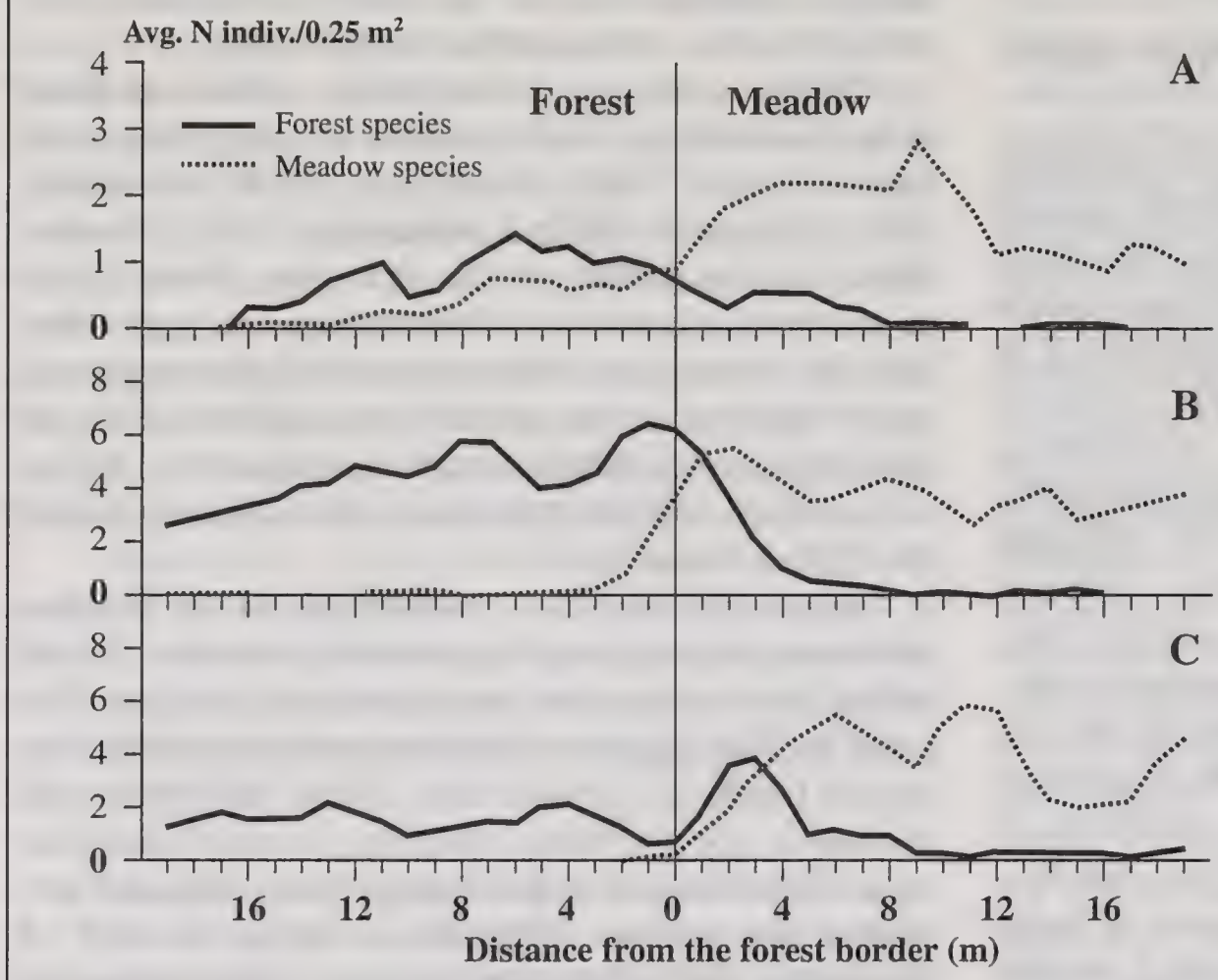


FIG. 1.– Overlap in distribution of forest and meadow assemblages of wireworms: A - northern forest border in riparian position (Plot 1, August 1987); B - southern forest border in the watershed plateau (Plot 2, August 1990) C - northern forest border in the watershed plateau (Plot 2, August 1990).

Distribution spatiale des groupes de Coléoptères Élatéridés forestiers et prairiaux : A – Bordure forestière nord en situation riveraire (Site 1, août 1987); B - Bordure forestière sud dans la zone de partage des eaux (plateau) (Site 2, août 1990) C - Bordure forestière nord dans la zone de partage des eaux (plateau) (Site 2, août 1990).

Sixteen species of wireworms were sampled near the southern forest border in the watershed plateau during three years of study (TAB. II). Taking into account the abundant species, the forest assemblage (*D. marginatus*, *S. aeneus*, *S. rugosus*, *Paraphotistus impressus* Fabr.) was richer in individuals than the meadow assemblage (*A. obscurus*, *A. lineatus*, *A. sputator*, *Agrypnus murinus* L.). All these species showed a marked preference for one biotope, although they were found both in the forest and in the meadow (TAB. II).

OVERLAP IN THE DISTRIBUTION OF ASSEMBLAGES

The graphic representation of the distribution of forest and meadow species along the transects showed the overlap of neighbouring wireworm assemblages (FIG. 1). On the northern border of riparian forest (Plot 1), the meadow species of wireworms (mainly *Agriotes* spp.) were sampled up to 16 m into the forest although in very low numbers. The dominant forest species *D. marginatus* was found in the meadow at a maximum distance of 10 m from the border. Thus, the maximum overlap in the distribution of forest and meadow groups reached 26 m (FIG. 1A), but an average value, taken from all 6 transects, was 15.7 ± 5.1 m (mean ± s. d.). In this case, the overlap zone was slightly asymmetric about the visual border line due to the deepper penetration of dominant meadow species into the forest.

On the northern forest border in the watershed (Plot 2), the meadow species penetrated into the forest for 2 m only (FIG. 1C). *D. marginatus* was recorded in an open site up to 20 m away from the border. Taking into account that *D. marginatus* was the most abundant dominant species with the marked forest preference in two other sites, it is possible to suppose that its "indifferent" distribution here reflected the deep penetration of forest assemblage into the meadow. Thus, the overlap zone in this case covered 21.5 ± 0.7 m, and it was markedly asymmetric about the visual border line due to the deepper penetration of forest species into the meadow (FIG. 1C).

The interpenetration of assemblages was not so extensive on the southern border (FIG. 1B), and the average overlap extension was 10.3 ± 2.1 m. There were no significant differences between data from different sampling periods. Comparison of two parallel transects sampled in August and September 1989 demonstrated similar overlap extensions of 8 and 10 m. Penetration of meadow species into the forest reached 3 m in both cases. Comparison of three other transects on the southern border, sampled in September 1988-90, showed similarly small differences (FIG. 2). Penetration of meadow wireworms into the forest understory reached 4, 2 and 5 m, and that of the forest species into the meadow 8, 9 and 8 m during three consecutive years. The corresponding overlap extensions were 12, 11 and 13 m. Marked asymmetry about the visual border line due to extensive penetration of forest wireworms into the meadow was found in this site during all sampling periods.

Source : MNHN

DISCUSSION

DISTRIBUTION PATTERNS AND OVERLAP IN ASSEMBLAGES OF WIREWORMS

Comparison of our data with the published materials on the preferences of wide-spread wireworm species showed that the grassland species, *Agriotes* spp., have quite the same distribution patterns all over their natural ranges. They inhabit the open sites in England (SALT & HOLLICK, 1944), Poland (CYKOWSKI, 1977), Estonia (RUBEL', 1961), in the different regions of European Russia (BEREZINA, 1937; ALEINIKOVA, 1968; NADVORNYJ, 1968, KOSMACHEVSKY & STEPANOVA, 1975), Western Siberia (CHEREPANOV, 1965), Eastern Siberia (BESSOLITSYNA, 1974) and Far East of Russia (GUR'EVA, 1989). Some grassland species, such as *Ctenicera pectinicornis* L., are restricted in their preference by the wet meadows (NADVORNYJ, 1968, GUR'EVA, 1989). The permanent preference by this group for meadow conditions is shown in our study for the Central Siberia (TAB. I and II).

Another group of soil-inhabiting wirewoms is richer taxonomically and consists of species showing variable distribution patterns in different parts of their ranges. The best examples of such a behaviour are given by *A. murinus*, *S. aeneus* and *D. marginatus*.

A. murinus, was found as a typical forest species in the steppe zone of Russian Plain (BEREZINA, 1937), not abundant forest representative in Middle Povolzhje (ALEINIKOVA, 1968), meadow species in Poland (CYKOWSKI, 1977), field and shrubby vegetation species in Smolensk region of Russia (NADVORNYJ, 1968), and the arable field species in Estonia (RRUBEL, 1961). It showed a marked preference for the meadow conditions in all our experimental plots in Central Siberia (TAB. I and II). This type of distribution reflects the change of preference from the shadow woodland habitats in the southern regions towards the open lands in the northern parts of the range, and confirms the assumption of BEY-BIENKO (1966) and GILYAROV (1962).

S. aeneus was found as a dominant in steppe grasslands of the Zaural'e forest-steppe (MARAKUSHINA & POKARZHEVSKY, 1975), both in the fields and in pine and mixed forest of Smolensk region of Russia (NADVORNYJ, 1968), in the woodlands and some fields of Middle Povolzhje (ALEINIKOVA, 1968), in the woodlands of the Southern Urals (KOROBEINIKOV, 1977), in Scots pine plantations of European Russia (MATVEEV, 1991), in the dry Scots pine and secondary birch forests of the northern taiga of Russia (STRIGANOVA, 1967), and in the agricultural fields of Estonia as an important pest (RUBEL, 1961). During our study, this species markedly performed itself as a representative of the forest assemblage (Table I and II). Thus, it is hardly possible to distinguish the proper trend in its habitat preference as refer to the regional environment, although most of the authors cited above have noticed that this species prefers the light soils.

The last example is *D. marginatus*, which was found to be the dominant forest species in many Palaearctic regions (PEREL', 1965; ALEINIKOVA, 1968; NADVORNYJ, 1968, LESEIGNEUR, 1972; KOROBEINIKOV, 1977; PESARINI, 1984; GUR'EVA, 1989). At the same time, RUBEL (1961) has taken this species as an important pest of agricultural lands in Estonia, and STRIGANOVA (1967) has observed it in the openings in the northern taiga of Russia. In our study, this species showed a marked preference for the forest conditions with one exception in the northern border of Plot 2 (TAB. I and II).

Except this case of *D. marginatus*, all the abundant wireworm species showed significant preferences for one habitat type but were also found in adjacent biotopes (TAB. I and II). The capacity of predominantly grassland wireworms (such as *Agriotes* spp. in the Palaearctic and *Melanotus* spp. in North America) to inhabit marginal sites of woodlands or to penetrate into very light and open stands are known (BEREZINA, 1937; GOUROV & TYAGELSKY, 1987; CHESSHIRE & RILEY, 1988). Such a pattern is less characteristic of soil-dwelling forest species. There is information about the development of *Athous subfuscus* Müll. in the clearings (PEREL', 1965; STRIGANOVA, 1967) and fields surrounded by the woodlands (RUBEL, 1961). This species has been assigned by CYKOWSKI (1977) to the group of wireworms showing preferences for boundary conditions ("Waldwiesenrandzone gehören"). Apparently, this group includes a number of widespread species which change their preferences depending on the local ecological conditions, but normally prefer light deciduous or mixed stands, glades and forest borders. Among the wireworms found in Plots 1 and 2, *D. marginatus*, *S. aeneus*, *A. murinus* and *A. tibialis* may be included into this group under Siberian conditions (CHEREPANOV, 1965; BESSOLITSYNA, 1974, 1975; GOUROV & TYAGELSKY, 1987).

The first direct investigations into the distribution of wireworms in the forest/meadow ecotones were probably performed by CYKOWSKI (1975, 1977). Unfortunately, since the samples were taken by this author at 50 m intervals, it was only possible to compare the density and the structure of groups of wireworms at 4 sampling points along more than 150 m of transect. Nevertheless, the mixed character of the wireworm assemblage just near the border, comprising both the forest and meadow species, was detected (CYKOWSKI, 1977), but overlap features were not determined. Using 1 m intervals of sampling, we have managed to determine the degree of overlap in the distribution of forest and meadow groups along all the experimental transects (FIG.1). Under the conditions of the northern border of the riparian forest (Plot 1), both groups

Source : MNHN

have demonstrated a rather similar capability to occupy the margins of neighbouring, contrasting biotopes. In the watershed plateau, even in the case of the northern border, the same meadow species were not so active in this way. In comparison with the riparian position, the overlap zone changed its form and became asymmetric about the visual border line, but had a similar extension (FIG. 1A, C). On the southern border in Plot 2, the overlap zone was constantly narrower, but still tended to be asymmetric due to the relatively higher "activity" of forest species. This tendency was strengthened by the fact that some peaks in the densities of forest wireworms were noticed just near the edge of the stand in most cases (FIG. 1B, FIG. 2).

GOUROV *et al.*, (1999) identified the features of the overlap zone in epigeic beetle distribution and discussed those from the viewpoint of ecological succession. However, factors controlling the succession may affect the patterns of epigeic and soil insect communities in a different way (RUSEK, 1990).

Comparison of epigeic and soil insect distribution

The overlap in the distributions of epigeic beetles (GOUROV *et al.*, 1999) and of soil-dwelling wireworms was rather similar. The extension of the overlap was dependent on the abruptness of transition between adjacent ecosystems. For epigeic beetles this was shown by a comparison of three different vegetation zones (GOUROV *et al*, 1999). The same is demonstrated for wireworms (FIG. 1), but in this case the "blurring" of the transition was probably due to the complexity and variability of riparian conditions (*cf.* CHERNOV 1968). It was also rather difficult to show the limits of interpenetration of carabid communities in this site (A. GOUROV, S. LOSHCHEV - unpubl.). The similarity in overlap was also confirmed by the fact that both epigeic beetles and wireworms showed a broadening of the transition zone across the northern forest border compared with the southern one.

The phenomenon of asymmetry about the visual border line was also a common feature of the overlap zone. In both groups of insects, this phenomenon was explained by the deeper penetration of forest species into the meadow in all plots except the riparian one, whereas there were some differences in the distribution of epigeic and soil insects. Although the overlap width was similar across the northern borders, the mean overlap of epigeic communities (16.0 ± 3.5 m) was significantly greater than that in wireworms (10.3 ± 2.1 m) in the case of southern borders. This zone was also relatively more variable in terms of the distribution of epigeic beetles. Furthermore, the epigeic beetles demonstrated a higher asymmetry of overlap about the forest edge (FIG. 1, 2 and 3 in GOUROV *et al.*, 1999), and this asymmetry increased constantly, reflecting the occurrence of secondary succession (GOUROV, 1994), whereas in the communities of wireworms the situation was quite stable (FIG. 2).

Apparently, all these differences reflect the different ways of life of the insect groups in question. First of all, we were dealing mostly with the preimaginal stages of

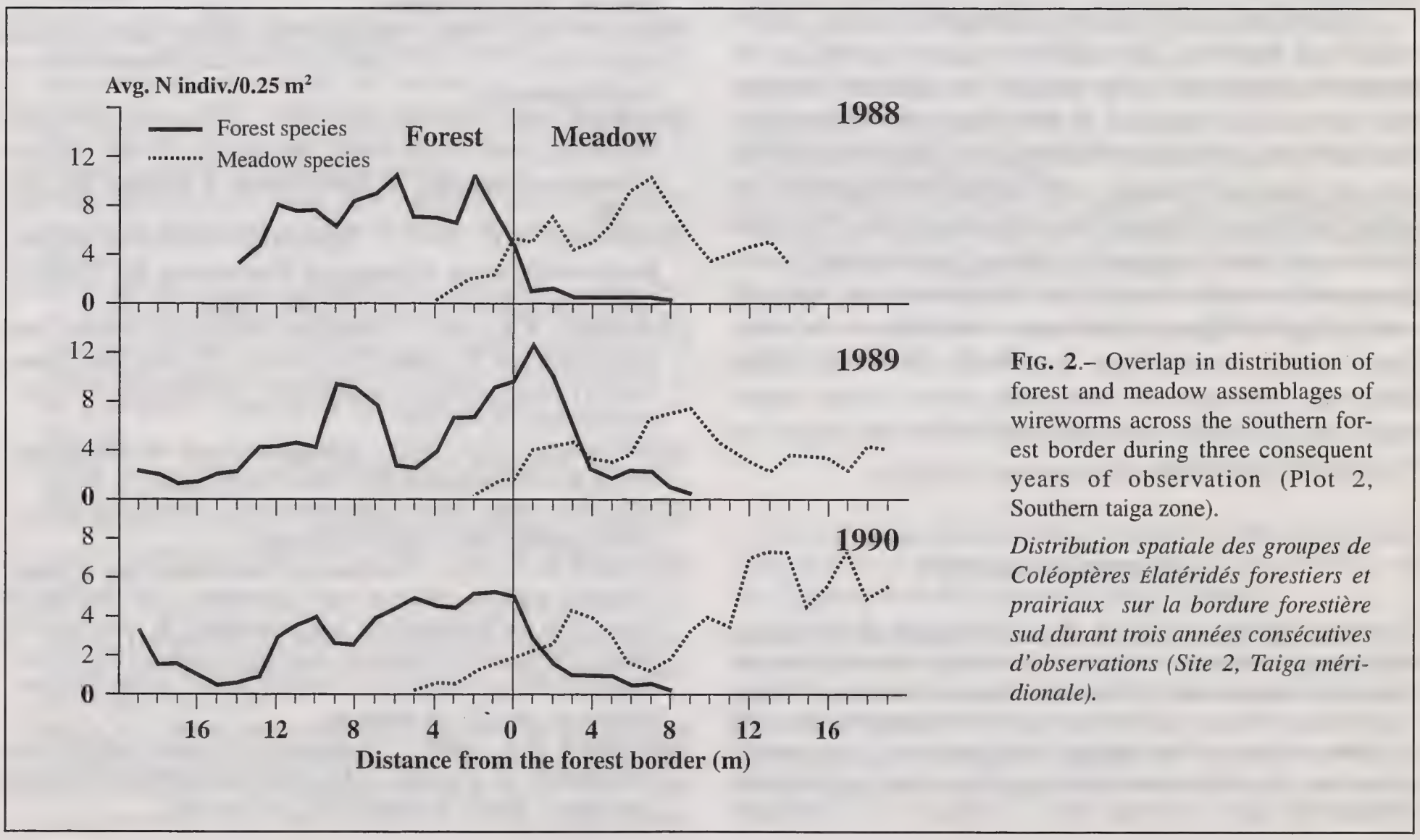


FIG. 2.– Overlap in distribution of forest and meadow assemblages of wireworms across the southern forest border during three consequent years of observation (Plot 2, Southern taiga zone).

Distribution spatiale des groupes de Coléoptères Élatéridés forestiers et prairiaux sur la bordure forestière sud durant trois années consécutives d'observations (Site 2, Taiga méridionale).

Source : MNHN

development in the case of wireworms, and with adults in the case of epigeic beetles. The length of the active life of these insects is also not comparable: the life-span of adult Carabids is usually limited to 2 years (THIELE, 1977), but for wireworms in Siberia it ranges from 5 to 7 years (CHEREPANOV, 1965). In most cases, free-living Carabids are surface-dwelling insects, and may cover tens of meters per day in their movement (THIELE, 1977), whereas soil-dwelling wireworms move in undisturbed soil no more than about 0.5 m in the same time (DOBROLOVSKY, 1970), although they can move relatively quickly and freely through a noncompacted soil matrix (VILLANI & GOULD, 1986). Thus, a "considerable interpenetration among communities within a species pool" (LISS *at al.*, 1986) of epigeic beetles primarily reflects more or less regular movement of individuals across the boundary between the forest and meadow, while in the case of wireworms, it concerns the ovipositional habits of elaterid females as well as possibility of larvae to develop in the marginal parts of nonpreferred biotopes. It is well-known that species can colonize and persist in a habitat only if their life history capacities are adapted to the spatial and temporal dimensions of that habitat and the resources provided there, and that is why the boundary of an arthropod community is defined by the boundary of its habitat (LISS *et al.*, 1986). Having a rather long period of development, the wireworms respond to the succession process with some delay. That is why the overlap in their distribution was not so variable and asymmetric as in case of epigeic beetles.

In conclusion, it is possible to suggest that the "mechanisms of response" of so different insect groups to the transition conditions in the ecotone are different, but that the external manifestation of this response is rather similar. Both groups show an overlap in the distribution of forest and grassland species, with consequent formation of some transitional, dynamic pseudocommunities. The main features of zones occupied by these "communities" were comparable in the case of the insects studied, however with a slightly higher extension and variability in the overlap of epigeic assemblages. Apparently, the width of this zone may correspond in some way to the ecotone extension, and its increase with time may reflect the process of vegetation succession.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank A. BATTISTI (Institute of Agricultural Entomology, University of Padova) for kindly reviewing and discussing the manuscript; N. GOUROVA (Siberian University of Forest Technology, Krasnoyarsk) for her help in treating the data; and J. RUSEK (Institute of Soil Biology, Ceské Budejovice) for carefully reviewing the preliminary variant of the paper. A. MOLOKOV (Krasnoyarsk State University) and V. TYAGELSKY (V.N. SUKACHEV Institute of Forest, Krasnoyarsk) participated in the collection of materials.

REFERENCES

D'AGUILAR, J., 1961.– *Recherches sur l'éthologie des imagos d'Agriotes (Col. Elateridae).* INRA, Paris: 95 p.

ALEINIKOVA, M.M., 1962.– Experience in the ecological and faunistic mapping of the wireworms distribution in Middle Povolzhje. *Zool. Zh.*, 41: 1028-1039. (In Russian).

ALEINIKOVA, M.M., 1968.– Regularities of the distribution of soil invertebrates in landscapes of Middle Povolzhje. *Zool. Zh.*, 47: 1022-1034. (In Russian with an English summary).

ANDERSON, J.M, 1977.– The organization of soil animal communities. *In*: LOHM, U. & PERSSON, T. (eds), *Soil organisms as components of ecosystems. Ecol. Bull.* (Stockholm) 25: 15-23.

BEREZINA, V.M., 1937.– Die Veränderung der Entomofauna des Bodens beim Uebergang aus Steppenverhältnissen in Waldverhältnisse. *Entomol. Obozr.*, 27: 77-112. (In Russian with a German summary).

BEREZINA, V.M., 1960.– Geographical zonality of habitat distribution of the Eastern cockchafer beetle in the USSR. *Trudy VIZR* (Leningrad), 15: 87-128. (In Russian).

BESSOLITSYNA, Ye.P., 1974.– Peculiarities of distribution of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in the habitats of Irkutsk forest-steppe district. *In:* CHEREPANOV, A.I. (ed), *Entomological problems in Siberia*. Nauka, Novosibirsk: 33-35. (In Russian).

BESSOLITSYNA, Ye.P., 1975.– The larvae of some species of Elateridae (Col.) from Pribaykal'e (USSR). *Entomol. Obozr.*, 54: 397-403. (In Russian with an English summary).

BEY-BIENKO, G.Y., 1966.– Habitat changes by terrestrial organisms as a biological principle. *J. Theor. Biol.*, 27: 5-21. (In Russian, with an English summary).

CHEREPANOV, A.I., 1965.– *Wireworms of Western Siberia*. Nauka, Moscow: 191 p. (In Russian).

CHERNOV, Yu.I., 1968.– Geographical zonality and terrestrial fauna. *Zool. Zh.*, 47: 973-989; 1125-1141. (In Russian with an English summary).

CHESHIRE, J.M. & RILEY, T.J., 1988.– Occurrence of a soil-inhabiting pest of row crops, *Melanotus similis* (Kirby) (Coleoptera, Elateridae), in forest habitats. *J. Entomol. Sci.*, 23: 75-76.

CYKOWSKI, R.K., 1975.– Dominante Coleoptera auf der Bodenoberfläche der Wiesen- und Waldökotone. *In:* VANEK, J. (ed), *Progress in soil zoology*. W. Junk, Hague: 183-189.

CYKOWSKI, R.K., 1977.– Elateridae Biologie in Wiesen- und Wald- Ökotonen. *In:* LOHM, U. & PERSSON, T., (eds), *Soil organisms as components of ecosystems. Ecological Bulletins* (Stockholm), 25: 533-536.

DOBROVOLSKY, B.V., 1970.– Biological grounds for plant protection against wireworms in the USSR. *Pedobiologia*, 10: 26-44.

DOLIN, V.G., 1978.– *Keys to Elateridae larvae of the fauna of the USSR*. Urozhai, Kiev: 126 p. (In Russian).

GILYAROV, M.S., 1962.– The changes of the composition of steppe soil fauna under the effect of forest plantations as an indicator of changes in the hydrothermic soil conditions. *In: Problems in botany. VI. Aspects of botanical geography, geobotany and forest biogeocoenology.* Academy of Sciences of the USSR, Moscow-Leningrad: 346-353. (In Russian).

GILYAROV, M.S., 1987.– Examination of large invertebrates (mesofauna). *In:* GILYAROV, M.S. (ed), *Quantitative methods in soil zoology*. Nauka, Moscow: 9-26. (In Russian).

Source : MNHN

G0BBI, G. & PLATIA, G., 1995.– *Checklist delle specie della fauna italiana. 52. Coleoptera polyphaga VII (Elateroidea, Buprestoidea).* Calderini, Bologna: 19 p.

GODRON, M., 1973.– Analyse d'un échantillonnage en ligne dans la savane de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, E 6 (2): 25-31.

GOUROV, A.V., 1990.– Distribution of wireworms across the boundary between forest and meadow. *In: Successes of Entomology in the USSR. Forest Entomology. Proc. X Congress of the All-Union Entomological Society*. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad: 33-35. (In Russian).

GOUROV, A.V., 1994.– Territorial mosaic and the problem of boundaries (In case of secondary succession). *In:* Cattaneo D. & Semenzato P. (eds), *Landscape ecology -Ecologia del paesaggio. Atti del XXXI Corso di Cultura in Ecologia (1994)*. Dipartimento territorio e sistemi agroforestali, Università degli Studi di Padova, Italy: 97-117.

GOUROV, A.V., GODRON, M. & LOSHCHEV, S.M., 1999.– Overlap in distribution of forest and meadow insect species in mesoecotones. I. Epigeic beetle communities (Coleoptera: Carabidae, Silphidae). *&cologie* (submitted).

GOUROV, A., MAKSIMOV, R. & MOLOKOV, A., 1997.– Intra- and inter-tree distribution of adelgid galls on natural regeneration of Siberian spruce, *Picea obovata* Ledeb. *Redia*, 80: 119-129.

GOUROV, A.V. & TYAGELSKY, V.B., 1987.– Phytophagous insects in root systems of young Scots pines in Krasnoyarsk forest-steppe district. *In:* ZOLOTARENKO, G.V. (ed), *Ecology and geography of arthropods in Siberia*. Nauka, Novosibirsk: 147-148. (In Russian).

GRUZNOVA, I.V. & ZLOTIN, R.I., 1986.– Structure of complexes of epigeic arthropods in forest/steppe ecotone. *In:* BAZILEVICH, N.I. & ZLOTIN, R.I. (eds), *Dynamics of biota in the ecosystems of Central forest-steppe zone (of the USSR)*. Institute of Geography of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow: 91-105. (In Russian).

GUR'EVA, E.L., 1958.– Peculiarities of the distribution of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in the habitats of Leningrad region. *Zool. Zh.*, 37: 378-385. (In Russian).

GUR'EVA, E.L., 1989.– Elateridae. *In*: LER, P.A. (ed), *Keys to insects of the Far East of the USSR. III. Coleoptera, Part 1*. Nauka, Leningrad: 489-534. (In Russian).

KOROBEINIKOV, Yu.I., 1977.– Soil mesofauna invertebrates in the woodlands of the Southern Urals. *Ecologia* (Russia), 2: 92-94. (In Russian).

KOSMACHEVSKY, A.S. & STEPANOVA, N.E. 1975.– Click beetles and ground beetles as the elements of soil biocoenoses of the Krasnodar province. *In*: *Problems in soil zoology. Proceedings of V All-Union Conference.* Institute of zoology and parasitology of the Lithuanian Academy of Sciences, Vilnius: 184-185. (In Russian).

K9NHELT, W., 1963.– Soil-inhabiting Arthropoda. *Ann. Rev. Entomol.*, 8: 115-136.

LESEIGNEUR, L., 1972.– *Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse*. Suppl. Bull. Soc. Linnee. Lyon, Lyon: 380 p.

LISS, W.J., GUT, L.J., WESTIGARD, P.H. & WARREN, C.E., 1986.– Perspectives on arthropod community structure, organization, and development in agricultural crops. *Ann. Rev. Entomol.*, 31: 455-478.

LOREAU, M., 1988.– Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest carabid community. *Pedobiologia*, 31: 75-87.

MARAKUSHINA, L.P. & POKARZHEVSKY, A.D., 1975.– Soil mesofauna under the grass vegetation of the Zaural'skaya forest-steppe. *In*: *Problems in soil zoology. Proceedings of V All-Union Conference.* Institute of zoology and parasitology of the Lithuanian Academy of Sciences, Vilnius: 222-223. (In Russian).

MATVEEV, V.A., 1991.– Species composition and abundance of soil mesofauna in the different age Scots pine stands of lichen-mosses type. *In*: *Problems of soil zoology. Proceedings of X All-Union Conference*. Biological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk: 72. (In Russian).

NADVORNYJ, V.G., 1968.– Wireworms (Coleoptera, Elateridae) of the Smolensk Region, their distribution and incidence in different soil types. *Pedobiologia*, 8: 296-305.

PLATIA, G., 1994.– *Fauna d'Italia. Coleoptera, Elateridae*. Calderini, Bologna: 429 p.

PEREL', T.S., 1965.– Die Bodenbewohner der nat¸rlichen Fichtenbest0nde in der s¸dlichen Taiga und ihre Ver0nderungen im Zusammenhang mit Kahlschlag und Holzartenwechsel. *Pedobiologia*, 5: 102-121. (In Russian with a German summary).

PESARINI, C., 1984.– *Insetti della Fauna Italiana. Coleotteri Elateridi*. Ganzini, Milano: 44 p.

RAATIKAINEN, M. & IIVARINEN, R., 1986.– Beetle fauna of field layer in hay meadows in Finland. *Acta Entomol. Fenn.*, 46: 1-42.

RUBEL', S., 1961.– *Eesti NSV-s esinevad naksurlased ja nende t0htsus pollumajanduslike kultuuride kahjuritena*. Unpublished PhD thesis. University of Tartu, Tartu (Estonia): 220 p. (In Estonian).

RUSEK, J., 1990.– Collembola and other microarthropods. *In:* OSBORNOVÁ, J., KOVÁROVÁ, M., LEPS, J. & PRACH, K. (eds), *Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 56-58.

SHILENKOV, V.G. (compiler), 1982.– *Methods of study of fauna and ecology of Coleoptera (On the example of ground beetles: Coleoptera, Carabidae)*. Irkutsk State University, Irkutsk: 58 p. (In Russian).

STRIGANOVA, B.R., 1967.– Distribution of soil dwelling coleopterous larvae in different forest types of Northern taiga. *In:* GRAFF, O. & SATCHELL, J.E. (eds), *Progress in soil biology. Proc. of the Colloquium on Dynamics of soil communities*. Vieweg & Sohn, Braunschweig: 282-288.

THIELE, H.U., 1977.– *Carabid beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin: 369 p.

VILLANI, M.G. & GOULD, F., 1986.– Use of radiographs for movement analysis of the corn wireworm, *Melanotus communis* (Coleoptera: Elateridae). *Environ. Entomol.*, 15: 462-464.

VILLANI, M.G. & WRIGHT, R.J., 1990.– Environmental influences on soil macroarthropod behaviour in agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35: 249-269.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Les Coléoptères élatéridés du sol ont été recueillis dans des placettes de 0,25 m^2 placées sur des transects forêt-prairie longs de 40 (ou 30) mètres dans deux stations de Sibérie Centrale :

1) Forêt riparienne (90° 32' E; 55° 22' N) de Conifères divers (où le Tremble et le Bouleau verruqueux apparaissent après les coupes forestières) et prairie mésophytique sur chernozem (six transects observés en août 1987).

2) Forêt secondaire dense de Tremble (90° 33' E; 55° 22' N, six transects observés en septembre 1988 et huit transects observés en 1990).

Source : MNHN

Au total, 1.852 larves, pupes et adultes immatures appartenant à 16 espèces ont été trouvées.

Dans tous les transects, la limite entre la forêt et la prairie est nettement tranchée. Il était donc logique de faire un test de χ^2 entre le nombre de captures dans la forêt et dans la prairie, et ce test a montré que certaines espèces abondantes sont significativement plus fréquentes dans les forêts ou, inversement, dans les prairies.

Mais ce test ne permet pas de séparer, d'une part, les espèces qui vivent habituellement en forêt mais vont quelquefois dans la prairie (ou l'inverse), et, d'autre part, les espèces qui vivent plutôt à proximité de la lisière et qui pourraient être caractéristiques d'un écotone. En effet, ce test donne le même poids à une présence située près de la lisière et à une présence située au cœur de la forêt ou de la prairie.

C'est pourquoi nous avons calculé le barycentre de chaque espèce, puis la moyenne et la variance de la distribution des barycentres pour chaque espèce.

Plusieurs espèces peu abondantes ont ainsi pu être reconnues comme liées à la forêt ou à la prairie.

Une première conclusion est qu'il semble difficile de considérer qu'un écotone *sensu stricto* existe entre la forêt et la prairie. Il existe évidemment une lisière où les conditions de milieu sont intermédiaires entre la forêt et la prairie - ce que certains auteurs considèrent comme suffisant pour définir un écotone - mais cette lisière ne semble pas offrir des conditions de vie spécialement favorables à certaines espèces d'Élatéridés.

Puisque des espèces "forestières" et des espèces "prairiales" ont pu être caractérisées, il est possible de compter le nombre d'espèces de chacun de ces deux types qui sont présentes dans chaque fragment du transect. On fait ainsi apparaître la partie du transect qui est dominée par les espèces forestières ou par les espèces prairiales et l'on voit que les espèces de la prairie enjambent souvent la frontière entre forêt et prairie et que l'inverse est rare.

Source : MNHN

Écologie, t. 30 (3) 1999 : 187-195

COMPORTEMENT DU CARBONE ORGANIQUE DISSOUS DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE (FRANCE), EN CRUE ET EN ÉTIAGE

MOTAMED B.* & TEXIER H.[1]

Unité de recherche en Morphodynamique Continentale et Côtière, Université de Caen.
UPRES A-CNRS 6143, 24 rue des Tilleuls, 14000 Caen. France.

SUMMARY
(original scientific paper)

BEHAVIOUR OF DISSOLVED ORGANIC CARBON DURING FLOOD AND LOW WATER PERIOD IN THE MACROTIDAL SEINE ESTUARY. FRANCE.
Quantitative analysis of DOC was carried out (DOC) according to the high temperature catalytic oxidation method during flood and low-water mark, in surface and near the bottom of the water column. Observed variations give evidence of a big difference in the behavior of the dissolved material between this two periods. Flood is characterized by an important contribution and globally conservative DOC from continental towards the marine environment. In low-water mark, DOC behavior of is not conservative and shows important variations following studied depth. Further to this not conservativity, the amount of DOC carried from continental towards the bay of the Seine was evaluated between 4.104 and 5.104 tons for 1995.

KEY WORDS: Dissolved organic carbon (DOC) - High temperature catalytic oxidation (HTCO) - Seine estuary.

RÉSUMÉ
(article original)

Le carbone organique dissous (COD) a été mesuré suivant la méthode d'oxydation catalytique à haute température durant la crue et en étiage, en surface et près du fond de la colonne d'eau. Les variations observées témoignent d'une grande différence dans le comportement du matériel dissous entre les deux périodes. La crue se caractérise par un apport important et globalement conservatif en COD à partir du milieu continental vers le milieu marin. En étiage, le comportement du COD n'est pas conservatif et présente des variations importantes suivant la profondeur étudiée. Suite à cette non conservativité, le flux sortant de COD d'origine continentale en provenance de Poses vers la baie de Seine peut être estimé entre 4.104 et 5.104 tonnes pour 1995.

MOTS CLÉS : Carbone organique dissous (COD) - Oxydation catalytique à haute température (OCHT) - Estuaire de la Seine.

INTRODUCTION

La matière organique dissoute (MOD) dans le milieu marin constitue le plus grand réservoir de carbone organique de la planète. Sa masse a été estimée à $6{,}65.10^8$ tonnes (Duce & Duursma, 1977). La quantité de carbone dissous apportée par les fleuves vers les mers et océans est estimée à 2.10^8 tonnes COD/an (MEYBECK, 1982 ; MANTOURA & WOODWARD, 1983 ; SPITZY ET ITTEKKOT, 1991 ; SARMIENTO, 1993). OPSAHL & BENNER (1997) rapportent que la MOD d'origine terrestre représente une faible fraction du total de la MOD marine (0,7 à 2,4 %). Dans les estuaires, la MOD peut avoir des origines multiples (ITTEKKOT & DEGENS, 1984). La fraction allochtone pédogène comprend la MOD naturelle et anthropique terrestre, fluviale et un apport atmosphérique par précipitation (LAANE, 1980). La fraction autochtone comprend la production biologique *in situ* synthétisée par le phytoplancton (LANCELOT, 1984 ; LAANE, 1984) et certaines algues (MYKLESTAD, 1974 ; DECHO, 1990). La production par les bactéries, les réactions avec les enzymes extracellulaires, la digestion ou l'excrétion par le zooplancton et les microbes sont d'autres processus contribuant à la variation quantitative de la MOD. Dans les bassins fluviaux à forte densité urbaine et industrielle, l'apport anthropique en COD issu des rejets des stations d'épuration est loin

Source : MNHN

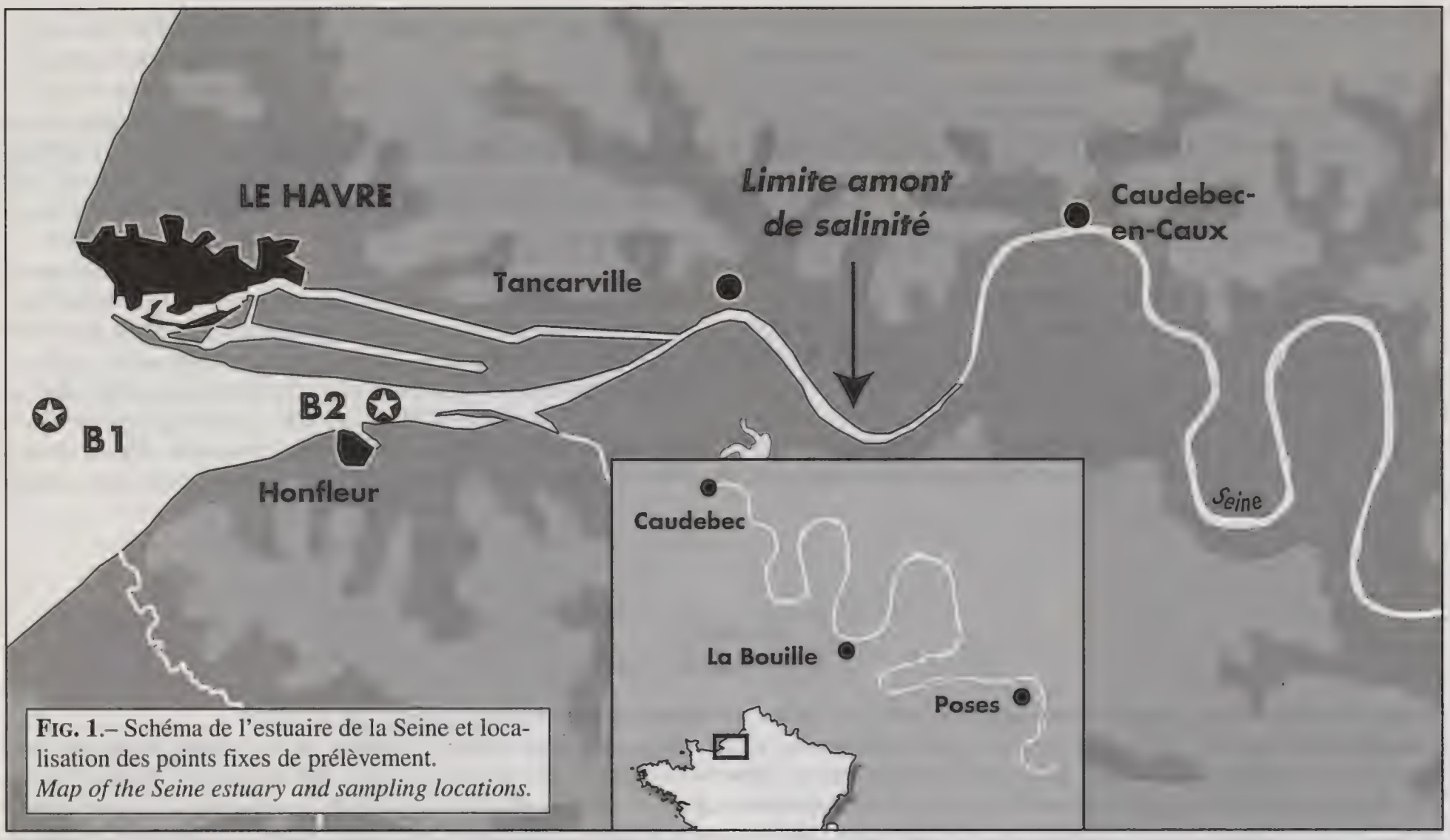


FIG. 1.– Schéma de l'estuaire de la Seine et localisation des points fixes de prélèvement.
Map of the Seine estuary and sampling locations.

d'être négligeable. Il est important de préciser que la source principale du COD entrant à Poses, en particulier lors des faibles débits est d'origine anthropique. En effet, SERVAIS *et al.* (1993) ont montré que la dynamique de la matière organique dissoute et particulaire dans la Seine en aval de Paris est dominée par les apports des effluents d'une des plus grandes stations d'épuration du monde, la station d'Achères qui reçoit les trois quarts des effluents de la région parisienne. D'après ce même auteur, en période de débit moyen ou d'étiage, le pourcentage du COD réfractaire en provenance de la station d'épuration peut atteindre jusqu'à 70 % du COD total.

Le comportement du COD entrant du milieu fluvial vers l'estuaire est généralement considéré de caractère conservatif étant donné la domination de la fraction "acides fulviques". Ces molécules qui correspondent à la fraction soluble (quel que soit le pH) des substances humiques sont peu biodégradables par rapport à la fraction labile (acides aminés, polysaccharides, lipides) autochtone, issue de la production primaire, qui est au contraire facilement décomposée à l'interface (ITTEKKOT & DEGENS, 1984). Pour les spécialistes de modélisation des flux de la matière organique apportés aux océans, la conservativité du COD est d'une très grande importance et facilite considérablement les calculs.

Il est possible d'étudier le comportement, la production et la décomposition du COD dans les estuaires en suivant son évolution en fonction de la salinité (LISS, 1976). LAANE (1980) a observé un comportement conservatif pour le COD dans l'estuaire Ems - Dollart quelle que soit la saison. Un comportement similaire est observé pour les estuaires du Rhin et de la Severn (EISMA et *al.*, 1982; MANTOURA & WOODWARD, 1983). Par contre, d'autres études sur les estuaires de l'Elorn et de la Loire (SENIOR, 1988; MAURICE, 1993) ont montré une variation saisonnière du comportement du COD. CAUWET & MACKENZIE (1993) et SEMPÉRÉ & CAUWET (1995) ont montré aussi un comportement non conservatif du COD dans les estuaires du Yang Tze et Yellow en Chine ainsi que celui de la Krka en Croatie.

ÉCHANTILLONNAGE, MATÉRIEL ET MÉTHODE

DESCRIPTION DU SITE

L'estuaire de la Seine (FIG. 1) reçoit les eaux d'un bassin versant de 78.650 km^2 sur lequel se trouvent 30 % de la population française et se développe 40 % de l'activité économique nationale. L'ensemble du bassin Seine-Aval est soumis à l'influence d'un climat océanique très marqué dans les régions côtières de Basse et Haute-Normandie. Le débit de la Seine est mesuré régulièrement au barrage de Pose par la cellule antipollution de la Seine de Rouen. À son arrivée dans l'estuaire, le fleuve a un débit moyen de 400 m^3/s. Ce débit peut atteindre 2000 m^3/s en crue et 100 m^3/s en étiage. Par ailleurs, l'estuaire est soumis deux fois par jour à la marée, dont l'amplitude est de 7,5 m dans l'embouchure en vives eaux.

Source : MNHN

Les variations du débit fluvial et du cycle vives eaux - mortes eaux sont les principaux facteurs influençant l'extension du bouchon vaseux (AVOINE, 1982).

ÉCHANTILLONNAGE

Les campagnes se sont déroulées à bord des navires océanographiques Côte d'Aquitaine et Côte de Normandie. Les prélèvements d'eau se sont effectués à la surface et à 50 cm près du fond avec une bouteille Niskin en Téflon, rincée à l'eau milliQ avant chaque prélèvement. Les filtres utilisés pour la séparation des phases dissoute et particulaire sont en fibre de verre WHATMAN GF/F préalablement portés à 450 °C. Ces filtres présentent un seuil de rétention nominal de 0,7 mm. La matière dissoute est conservée dans des flacons en verre à bouchon Téflon (prélavés au détergent) à l'abri de la lumière et à température inférieure à 4 °C afin de ralentir l'action bactérienne et d'assurer la conservation de l'échantillon jusqu'au moment de l'analyse (immédiatement à la fin de chaque mission).

• La mission SEAV B

Cette mission a été réalisée en période de vives eaux du 1 au 4 février 1995 en fort débit. Le débit moyen mesuré à Poses était de 1671 m^3s^{-1}. Au nombre de 26, les prélèvements nécessaires pour la matière en suspension et la phase dissoute ont été réalisés en surface et près du fond sur trois points fixes situés respectivement à Tancarville (station B3 ; 10 échantillons), Honfleur (station B2 ; 10 échantillons) et à l'embouchure (station B1 ; 6 échantillons) (FIG. 1).

• La mission SEAV D

Cette mission a été réalisée en période d'étiage du 11 au 18 septembre 1995 en vives eaux. Le débit moyen mesuré à Poses était de 300 m^3s^{-1}. Les points fixes de prélèvement des eaux sont similaires à ceux de la mission SEAV B : Tancarville (station B3 ; 10 échantillons), Honfleur (station B2 ; 10 échantillons) et à l'embouchure (station B1 ; 10 échantillons)

ANALYSES

La méthodologie utilisée pour la détermination des teneurs en COD influence fortement les résultats. En effet, si les filtres GF/F utilisés pour la séparation des phases dissoute et particulaire ont l'avantage de résister aux très hautes températures, ils ont l'inconvénient de présenter un seuil de rétention nominale de 0,7 mm. Cela implique la présence d'une phase colloïdale dans la partie dosée, ayant des conséquences non négligeables dans la quantité du COD mesurée mais aussi dans son comportement (KOIKE *et al.*, 1990 ; MILLER *et al.*, 1993). Par ailleurs, plus de 40 % de la biomasse bactérienne peut traverser ces filtres et contribuer à une détérioration de l'échantillon avant l'analyse (NORRMANN, 1993). Une partie du COD peut même être adsorbée sur ces filtres.

Bien qu'il n'existe pas de méthode absolue pour la détermination des concentrations en COD, beaucoup de spécialistes considèrent l'oxydation catalytique à haute température (OCHT) comme étant la technique de référence puisque la totalité du carbone organique dissous est

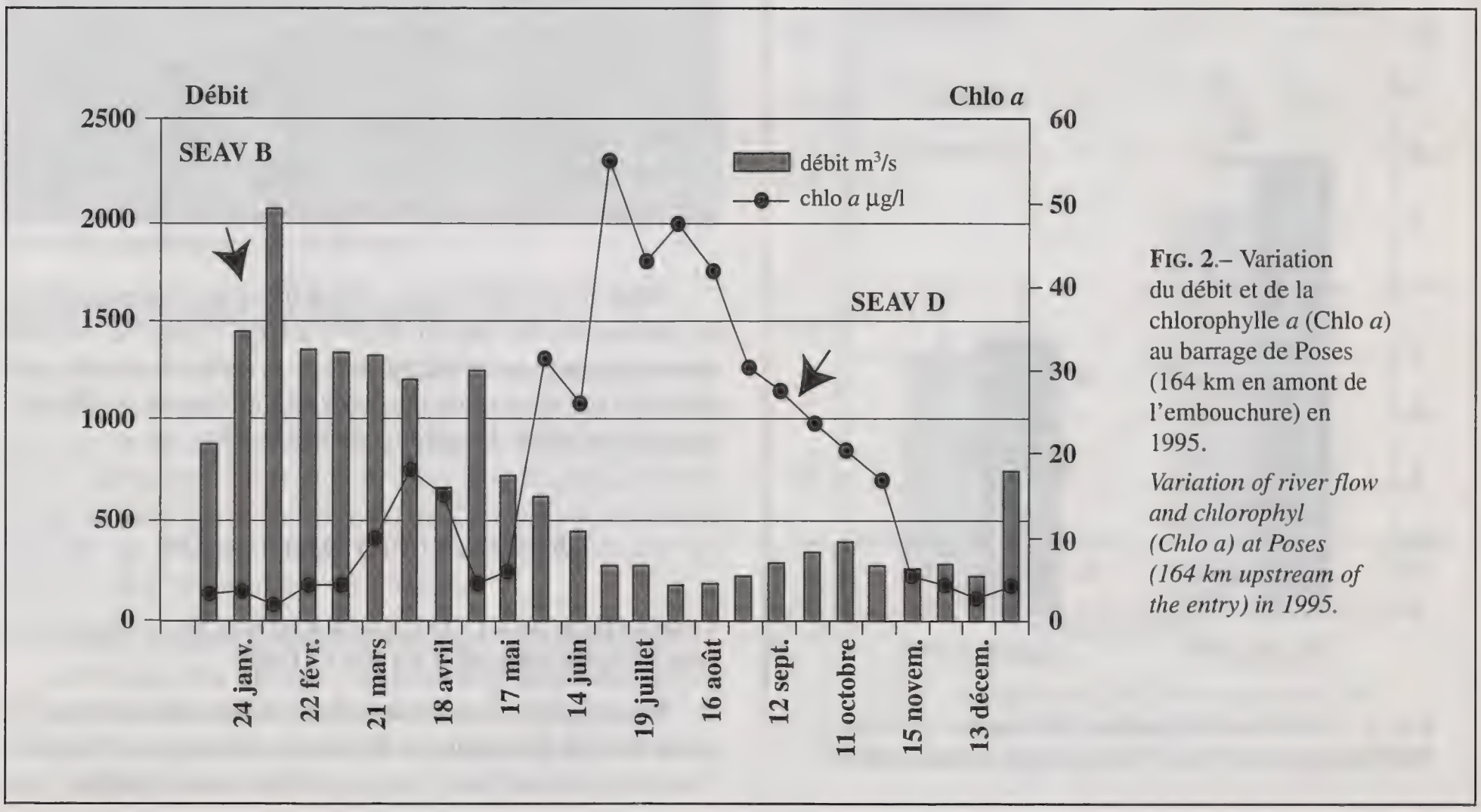


FIG. 2.– Variation du débit et de la chlorophylle *a* (Chlo *a*) au barrage de Poses (164 km en amont de l'embouchure) en 1995.

Variation of river flow and chlorophyl (Chlo a) at Poses (164 km upstream of the entry) in 1995.

Source : MNHN

libérée par combustion. La méthode OCHT a été mise au point par SUGIMURA & SUZUKI en 1988. La méthode indirecte a été choisie avec le TOC 5000. Dans un premier temps, une fraction de l'échantillon (10 ml) est injectée automatiquement pour subir une oxydation à 680 °C dans un tube de combustion en quartz muni d'un catalyseur de platine qui assure une conversion totale des constituants de l'échantillon en CO_2. De l'oxygène ultra pur balaie en permanence le catalyseur pour entraîner le CO_2 dégagé vers le détecteur non dispersif infra rouge (N.D.I.R.). Cette étape permet de mesurer le carbone total dissous (CTD). La deuxième étape consiste à mesurer le carbone inorganique dissous (CID) après une injection de 13 ml de l'échantillon. L'acide phosphorique permet le déplacement de l'équilibre des carbonates vers la formation du CO_2. Après déshumidification, le CO_2 est entraîné vers le N.D.I.R. La limite de la détection est de 0,01 mg/l. 3 à 5 Mesures sont effectuées pour chaque échantillon afin d'obtenir une déviation standard inférieure à 2 %. Le COD correspond à la différence entre la moyenne obtenue pour le CTD et celle obtenue pour le CID.

Pour la détermination du rapport C/N, le COP (Carbone Organique Particulaire) est analysé par combustion sèche des filtres dans un analyseur de carbone LECO CS 125. La sensibilité de la mesure est de l'ordre de 200 mg de carbone avec une précision de 2 % sur toute l'échelle. L'azote total est déterminé par la méthode KJELDAHL, en utilisant un spectrocolorimètre à flux continu de marque "Technicon". La précision de l'analyse est de l'ordre de 0,3 %.

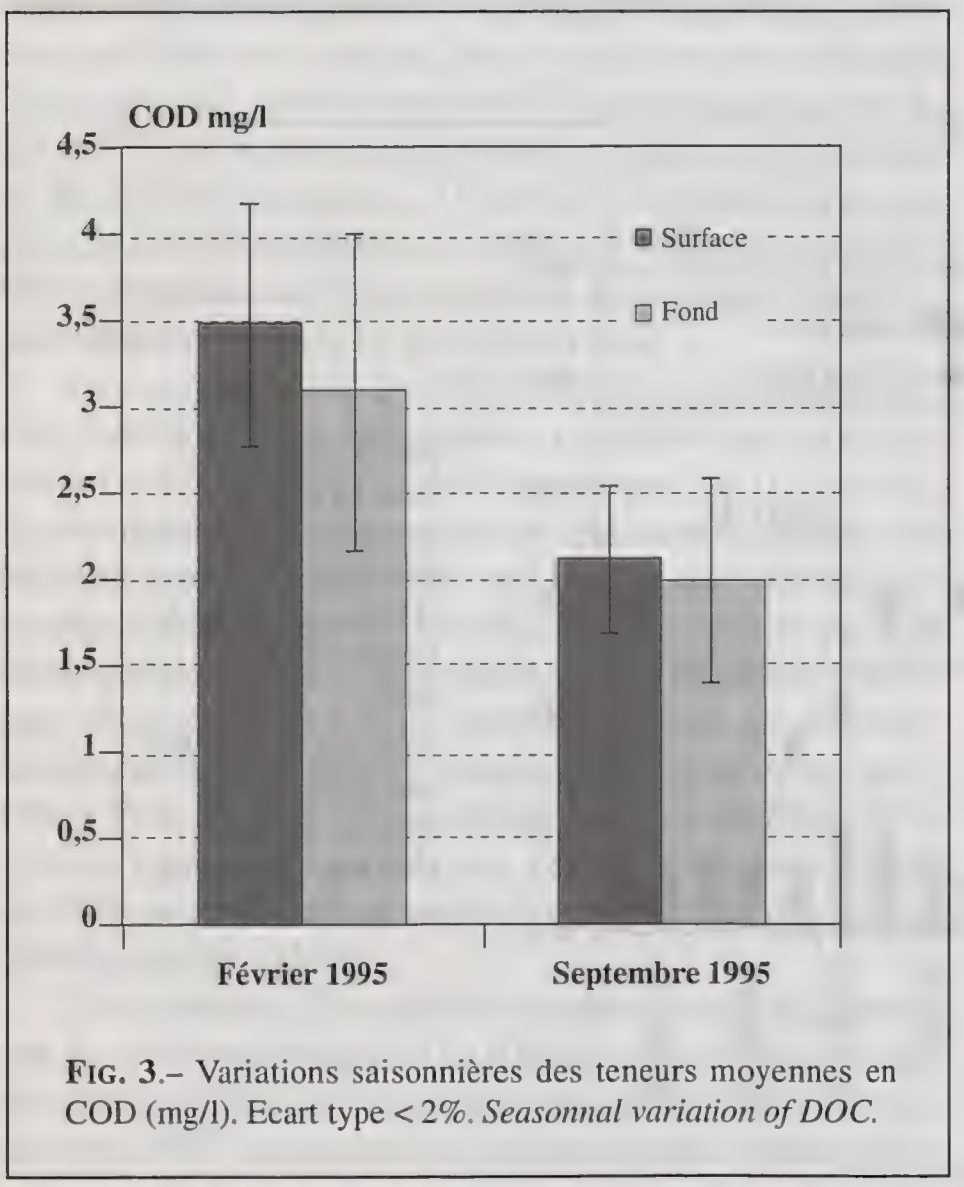


FIG. 3.– Variations saisonnières des teneurs moyennes en COD (mg/l). Ecart type < 2%. *Seasonnal variation of DOC.*

TABLEAU I.– Teneurs en COD (mg/l) dans les échantillons en février 1995. *DOC values (mg/l) in february 1995.*

STATION	HEURE	SURFACE		FOND	
		COD	C/N	COD	C/N
B1	9h00	1,74	12,7	1,72	8,9
	12h00	2,40	9,4	1,50	13,0
	15h00	2,47	9,9	2,14	11,8
B2	10h30	3,69	7,9	2,82	7,7
	13h30	3,58	9,8	2,62	11,7
	16h30	3,79	8,0	3,62	10,5
	19h30	3,33	8,7	4,17	10,3
	22h30	3,03	7,6	2,18	8,8
B3	10h00	3,54	8,5	3,8	7,3
	13h00	3,43	6,5	3,63	7,1
	16h00	4,68	8,0	3,91	8,6
	19h00	3,47	7,5	3,93	7,0
	22h00	3,885	9,0	3,98	7,7

TABLEAU II.– Teneurs en COD (mg/l) dans les échantillons en septembre 1995. *DOC values (mg/l) in septembre 1995.*

STATION	HEURE	SURFACE		FOND	
		COD	C/N	COD	C/N
B1	11h00	0,94	8,9	1,21	10,2
	13h00	2,51	6,1	1,81	10,8
	15h00	1,69	9,8	1,63	10,1
	17h00	1,92	9,7	3,71	10,0
	19h00	1,94	7,6	*	*
	23h00	1,88	8,4	*	*
B2	10h45	2,28	6,3	2,545	8,8
	12h45	2,46	8,8	1,74	9,4
	14h45	1,96	7,3	1,96	10,4
	16h45	2,13	7,6	1,74	10,0
	18h45	1,79	9,5	*	*
	22h45	2,13	6,4	*	*
B3	6h00	2,22	6,1	2,09	7,9
	9h00	2,03	6,3	2,51	7,7
	12h00	2,22	7,1	2,04	7,7
	15h00	1,98	6,9	2,17	8,1
	18h00	2,53	6,7	1,95	8,0

Nous avons pu disposer des teneurs en chlorophylle *a* en milieu fluvial durant toute l'année. Celles ci ont été mesurées par spectrométrie suivant la méthode décrite par RODIER (1984) et nous ont été communiquées par la cellule antipollution de la Seine de Rouen (FIG. 2).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

VARIATION DES CONCENTRATIONS DU COD DANS L'ESTUAIRE EN CRUE ET EN ÉTIAGE

En calculant la moyenne des valeurs obtenues sur le point fixe de Honfleur, la teneur moyenne en COD dans l'estuaire central pour chaque période a été évaluée. Les

Source : MNHN

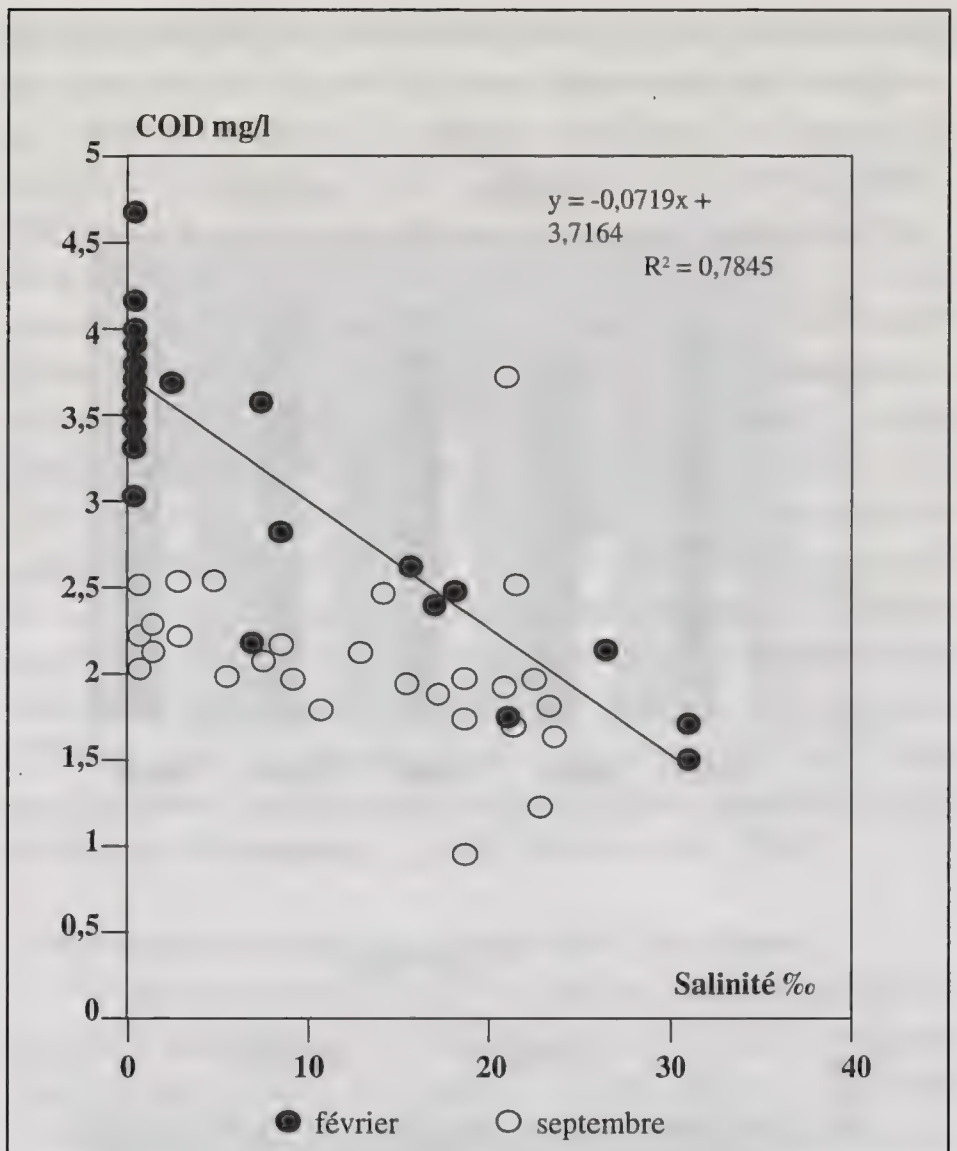


FIG. 4.– Relation entre les teneurs en COD et la salinité.
Relation between DOC and salinity.

teneurs les plus élevées quelle que soit la profondeur sont obtenues à la campagne réalisée durant la crue de février 1995 [moyenne : 3,28 mg/l ; minimum : 2,18 mg/l ; maximum : 4,17 mg/l ; s = 0,6 (TAB. I, II et FIG. 3)]. La concentration moyenne diminue ensuite à 2,07 mgl^{-1} en septembre (minimum : 1,74 mg/l ; maximum : 2,54 mg/l ; s = 0,28). Le lessivage des sols du bassin versant est probablement le facteur principal responsable de l'augmentation des teneurs en saison de crue.

ÉVOLUTION AVEC LA SALINITÉ

L'évolution saisonnière du COD en fonction de la salinité montre une diminution régulière avec la salinité à la crue de février (de 3,5 à 1,5 mg/l – R^2 = 0,78) alors qu'en septembre, au contraire, on n'observe pas de corrélation négative avec la salinité (FIG. 4). Pendant la crue de février, le comportement globalement conservatif (R^2 = 0,78) du COD peut être expliqué par :

- une vitesse de dégradation du COD très inférieure à celle de son transport. Les phénomènes de floculation, de sorption et de désorption ne peuvent pas influencer de manière significative les variations du COD.
- une grande quantité de substances humiques en provenance du milieu continental et de caractère aromatique très peu biodégradable. MOTAMED & TEXIER (2000) ont montré que la teneur en composés phénoliques obtenue par oxydation alcaline au CuO dans les suspensions de ces mêmes campagnes varie d'un facteur 2 entre les deux périodes de crue et d'étiage de 1995 (respectivement 92 µg/g et 48 µg/g en moyenne).

Le facteur essentiel dans la variation du COD est donc la dilution par les eaux marines à faible teneur en matière organique dissoute. Pour les très faibles salinités (0 à 0,5), les prélèvements correspondent essentiellement au point fixe de Tancarville. On observe une variation notable du COD pour ces échantillons "d'eau douce", une variation qui n'est pas liée à la salinité mais plutôt aux apports très variables de l'amont dans le temps.

En septembre, outre les activités biologiques, le caractère non conservatif du COD peut être attribué à une vitesse de transport plus faible facilitant les processus biochimiques tels que la dégradation ou la production de matière organique dissoute ainsi que les phénomènes physico-chimiques comme la sorption / désorption ou la floculation / défloculation de la matière organique. SHOLKOVITZ (1976) a montré que les processus de floculation sont essentiellement liés à la composition chimique des eaux ainsi qu'au débit du fleuve.

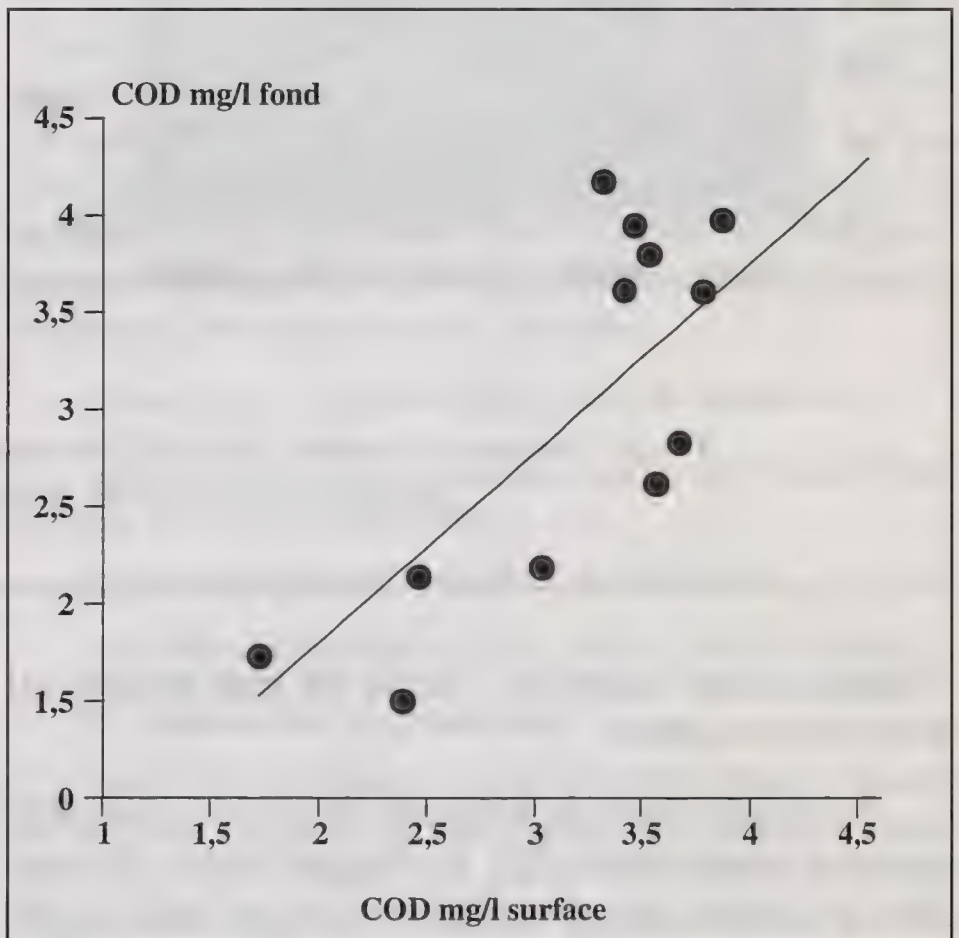


FIG. 5.– Relation entre le COD en surface et près du fond en février 1995.
Relation between surface and bottom DOC in february 1995.

Source : MNHN

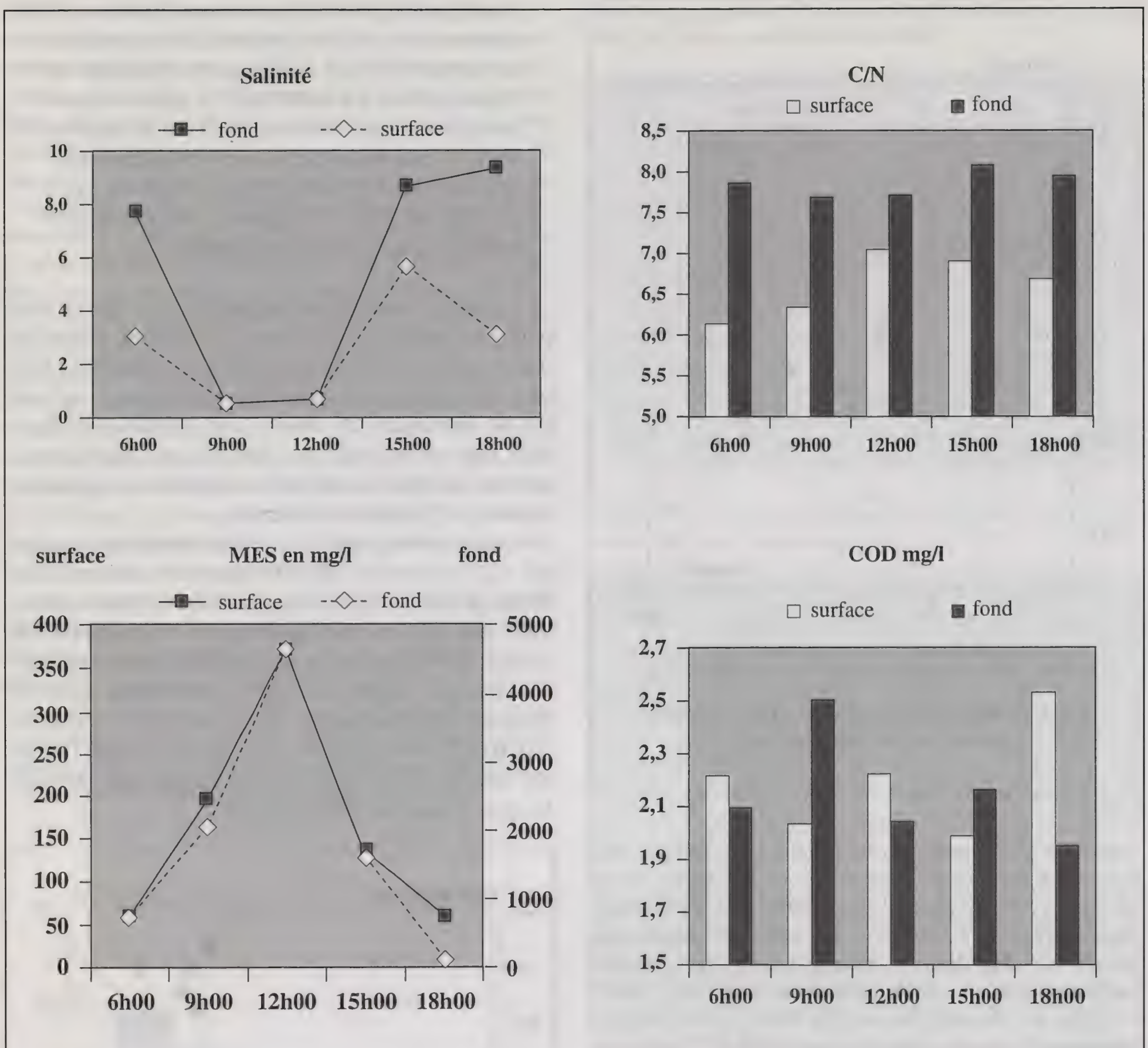


FIG. 6.– Variation de la salinité, de la MES, du rapport C/N et du COD au point fixe de Tancarville en étiage.
Variation of salinity, SPM, C/N and DOC at Tancarville in september.

CORRÉLATION SURFACE – FOND ET INFLUENCE DU BOUCHON VASEUX

Si les variations du COD sur des points fixes sont rarement spectaculaires (FIG. 6), les corrélations obtenues entre les teneurs en surface et celles près du fond donnent des informations sur l'homogénéité des apports dans les différents niveaux de la colonne d'eau. Bien que la corrélation soit peu significative ($R^2 = 0,6$), la FIG. 5 montre une certaine proportionnalité entre les teneurs en surface et celles près du fond pour la saison de crue. Lorsque le débit est élevé, l'expulsion partielle du bouchon vaseux en baie de Seine ainsi que l'absence de production primaire impliquent cette homogénéité entre les eaux de surface et celles près du fond.

En revanche, pendant l'étiage, la présence du bouchon vaseux et l'abondance de la production primaire n'entraînent aucune relation de proportionnalité entre les deux profondeurs. Les concentrations de la matière en suspension (MES) sont très élevées en étiage, en particulier près

Source : MNHN

du fond où elles peuvent atteindre 4 g/l. Nous avons choisi le point fixe de Tancarville pour comprendre les variations du COD à la surface et près du fond lors du passage du bouchon vaseux. La Figure 6 présente les variations observées pour la salinité, le rapport C/N, la matière en suspension (MES) et le COD sur ce point fixe. On observe que quelle que soit l'heure du prélèvement, le rapport C/N dans les suspensions est toujours plus faible à la surface qu'au fond, impliquant une présence de matériel azoté (moins dégradé) plus marquée à la surface. Celle-ci peut provenir essentiellement du phytoplancton et avoir un caractère biodégradable. En effet, la chlorophylle *a* mesurée en milieu fluvial (FIG. 2) est nettement plus abondante en étiage qu'en crue. Bien que toutes les sources subissent des processus de dégradation dans l'estuaire, les rapports C/N du matériel organique terrestre et phytoplanctonique sont relativement distincts, respectivement supérieurs à 12 et de 6 à 9 (BORDOVSKYI, 1965 ; PRAHL *et al.,* 1980).

Prélèvement à 6 h 00 du matin (BM-3 au Havre)

D'après AVOINE (1982) on assiste à une situation où le jusant commence à se généraliser dans tout l'estuaire. Le bouchon vaseux se décante. L'écart entre les concentrations du COD en surface et près du fond (respectivement 2,5 et 2 mg/l) peut être expliqué par la différence de la salinité constatée entre les deux niveaux (respectivement 3 et 7,6) ainsi que par la présence du phytoplancton (rapport C/N).

Prélèvement à 9 h 00 du matin (BM au Havre)

L'augmentation de la vitesse du courant de jusant s'accompagne généralement d'une remise en suspension des sédiments fins augmentant ainsi la turbidité. La salinité est de 0,5 à la surface et près du fond, par contre, le COD est plus élevé près du fond qu'en surface (respectivement 2 et 2,5 mg/l). L'augmentation de la turbidité près du fond s'accompagne donc d'une augmentation dans les teneurs en COD. Des processus de désorption de la matière organique particulaire peuvent être pris en compte. La remise en suspension peut aussi augmenter les teneurs en colloïdes organiques (MILLER *et al.*, 1993).

Prélèvement à 12 h 00 (BM +3 au Havre)

On est en présence d'un bouchon vaseux très développé à Tancarville. Les salinités à la surface et près du fond sont relativement semblables, par contre la MES est environ 10 fois plus élevée près du fond. Le COD est légèrement plus élevé en surface qu'au fond (respectivement 2,2 et 1,95 mg/l). L'écart entre ces concentrations reste cependant peu significatif.

Prélèvement à 15 h 00 (BM +6 au Havre)

Le flot est généralisé et la remise en suspension est importante. Malgré l'augmentation de la salinité, les concentrations du COD restent semblables au point précédent mais dans un ordre inversé.

Prélèvement à 18 h 00 (BM +9 au Havre)

Durant cette étale de pleine mer, l'estuaire est faiblement turbide. L'écart entre les concentrations du COD entre la surface et près du fond (respectivement 2,5 et 2 mg/l) peut être expliqué par la différence de salinité constatée entre les deux niveaux (respectivement 3 et 9,2). Une contribution planctonique marine peut aussi être à l'origine de l'augmentation de COD en surface. La valeur élevée de C/N confirme la présence du phytoplancton en surface.

D'une façon plus générale, il apparaît que la présence du phytoplancton ou la variation de la salinité ne sont pas les seuls facteurs influençant l'augmentation ou la diminution du COD. Le passage de la phase particulaire à la phase colloïdale ou dissoute par désagrégation ou par des processus biologiques (dégradation par les micro-organismes, excrétion ou les broutages inter-espèces) a été évoqué par de nombreux auteurs (KARL *et al.,* 1988 ; CAUWET *et al.,* 1990 ; KOIKE *et al.,* 1990 ; SMITH *et al.,* 1992 ; SEMPÉRÉ & CAUWET, 1995). La remise en suspension des masses importantes de particules lors du passage du bouchon vaseux ne peut qu'augmenter l'intensité de ces divers processus.

APPLICATION AUX CALCULS ESTIMATIFS DES FLUX DE COD

Le calcul des bilans de flux entrant dans l'estuaire s'avère relativement facile grâce à l'étude pilote menée par la cellule antipollution de la Seine de Rouen en 1995. La méthode F4 conseillée par MEYBECK (1993) intègre bien la distribution du débit. Cette méthode pondère la somme des flux instantanés par la somme des débits instantanés. La concentration moyenne pondérée est ensuite multipliée par le débit moyen journalier.

$$F4 = Qmj.(\Sigma (Qi.Ci) / \Sigma Qi) = 70.10^3 \text{ tonnes / an.}$$

Cette valeur est comparable à celle de $65{,}5.10^3$ t/an trouvée par COSSA *et al.* (1994).

Qmj : Débit moyen des débits journaliers

Qi : Débit instantané mesuré lors de l'échantillonnage

Ci : Concentration instantanée

Suite à la non conservativité du COD dans l'estuaire de la Seine, le calcul du flux sortant de l'estuaire s'avère beaucoup plus difficile que prévu. Cependant, en ce qui concerne les apports de l'amont, on peut estimer grossièrement la quantité de COD réfractaire (70 à 80 % du COD total en provenance de Poses (SERVAIS *et al.*, 1993) sortant de l'estuaire à une valeur comprise entre 49.10^3 ($70.10^3.0{,}7$) à 56.10^3 ($70.10^3.0{,}8$) T/an. Si les processus

Source : MNHN

de floculation ont lieu (10 à 15 % du COD selon Sholkovitz (1976)), on aura une valeur approximative minimale de COD (Q) sortant située entre 40.10^3 à 50.10^3 T/an. La contribution minimale en COD de la Seine à la quantité apportée par les fleuves vers les mers et océans sera donc de l'ordre de 2.10^{-2} %.

CONCLUSIONS

L'étude quantitative du carbone organique dissous dans l'estuaire de la Seine a montré une variation entre la crue et l'étiage tant dans les sources de la MOD que dans son comportement. Lors des débits élevés, le COD est d'origine continentale et se comporte de manière conservative dans l'estuaire lorsque la salinité est supérieure à 0,5. Sa vitesse de transfert dans la colonne d'eau est élevée et les phénomènes physico-chimiques tels que la floculation, l'adsorption ou la désorption agissant sur les phases particulaire et dissoute ne peuvent pas être pris en compte. Le facteur principal dans l'évolution des concentrations en COD est la dilution par les eaux marines peu chargées en carbone organique.

En période d'étiage, les concentrations en COD sont influencées par la production primaire et par les phénomènes physico-chimiques précités. Le comportement du COD est alors non conservatif en rapport également avec son caractère biodégradable.

L'analyse qualitative de la composition du COD ainsi qu'une fréquence d'échantillonnage plus élevée (vives eaux et mortes eaux, crue et étiage) apparaissent nécessaire pour mieux quantifier les divers processus affectant le comportement du COD (floculation - défloculation; adsorption - désorption; production-consommation, excrétion, variations des apports continentaux naturels ou anthropiques) afin d'estimer correctement le flux sortant du COD de l'estuaire vers le milieu marin.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre du programme multidisciplinaire Seine aval financé par la région et l'Agence de l'eau. Nous remercions la cellule antipollution de la Seine de Rouen pour nous avoir fait part des données concernant le débit et la chlorophylle *a* en milieu fluvial. Nous remercions aussi Madame Arlette HUREL, technicienne du Laboratoire Morphodynamique Continentale et Côtière.

BIBLIOGRAPHIE

AVOINE, J., 1982.– Mécanismes contrôlant la dynamique des sédiments en suspension dans l'estuaire de la Seine. *Mém. Soc. Géol. Fr., N.S.*, 144 : 17-25.

BORDOVSKYI, O.K., 1965.– Accumulation and transformation of organic substances in marine sediments. *Marine Geology*, 3 : 3-114.

CAUWET, G. & MACKENZIE, F.T., 1993.– Carbon inputs and distribution in estuaries of turbid rivers : the Yang Tze and Yellow rivers (China). *Mar. Chem.*, 43 : 235-246.

CAUWET, G., GADEL, F., DE SOUZA SIERRA, M.M., DONARD, O. & EWALD, M., 1990.– Contribution of Rhône river to organic carbon inputs to the northwestern Mediterranean sea. *Cont. Shelf Res.*, 10 : 1025-1037.

DECHO, A.W., 1990.– Microbial exopolymer excretions in ocean environments : their role(s) in food webs marine processes. Oceanogr. *Mar. Biol. Annu. Rev.*, 28 : 73-153.

DUCE, R.A. & DUURSMA, E.K., 1977.– Input of organic matter to the ocean. *Mar. Chem.*, 5 : 319-339.

EISMA, D., CADU, G.C, LAANE, R. & KALF, J., 1982.– Preliminary results of Aurelia and Navicula cruises in the Rhine and the Ems estuaries. January-February 82. *Mitt. Geol paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 52 : 633-654.

GRASSHOF, 1999.– *Methods of Seawater Analysis.* 3rd Edition. Edited by K. Grasshoff, K. Kremling and M. Ehrhardt. Wiley-VCH. 1999.

ITTEKKOT, V. & DEGENS, E.T., 1984.– Tracking of marine dissolved and particulate organic carbon - Environmental implications. *Neth. J. for Sea Res.*, 10 : 179-194.

KARL, D.M., KNAUER, G.A. & MARTIN, J.H., 1988.– Downward flux of particulate organic matter : a particle decomposition paradox. *Nature*, 332 : 438-441.

KOIKE, I., SHIGEMITSU, H., KAZUKI, T. & KAZUHORO, K., 1990.– Role of submicrometer particles in the ocean, *Nature*, 345 : 242-244.

LAANE, R.P.W.M, 1980.– Conservative behavior of dissolved organic carbon in the Ems- Dollart estuary and the western Wadden Sea. Nether. *J. Sea Res.*, 14 : 192- 199.

LAANE, R.P.W.M., 1984.– Characteristics of the organic matter in the Wadden sea. *Neth. J. for Sea Res.*, 10 : 23-39.

LANCELOT, C., 1984.– Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the southern bight of the North *Sea. Est. Coast. and Shelf Sci.*, 18 : 65-77.

LISS, P.S., 1976.– Conservative and non-conservative behaviour of dissolved constituents during estuarine mixing. *In* : J.D. BURTON & P.S LISS. Eds. *Estuarine Chemistry.* Acad. Press., New York : 93-127.

MANTOURA, R.F.C. & WOODWARD, M.S., 1983.– Conservative behaviour of riverine dissolved organic carbon in the Severn estuary : chemical and geochemical implications. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 47 : 1293-1309.

MAURICE, L., 1993.– *Modélisation du cycle de dégradation bactérienne de la matière organique. Application à la zone de turbidité maximale de l'estuaire de la Loire.* Thèse de l'Institut National Polytechnique de Toulouse. 160 p.

MEYBECK, M., 1982.– Carbon, nitrogen and phosphorus transport by world rivers. *Am. J. Sci.*, 282 : 401-450.

MILLER, A.E.J., MANTOURA, R.F.C., SUZUKI, Y. & PRESTON M.R, 1993.– Preliminary study of DOC in the Tamar estuary, UK, using UV-persulphate and OCHT technic. *Marine Chemistry*, 41 : 223-228.

MOTAMED, B. & TEXIER, H., 2000.– Sources et caratéristiques des composés phénoliques dans l'estuaire de la Seine. *Oceanol. Acta.*, 23 : ??-??

MYKLESTAD, S., 1974.– Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms. Comparison of nine different species in culture. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 15 : 261-274.

Source : MNHN

NORRMANN, B., 1993.– Filtration of water sample for DOC studies. *Mar. Chem.*, 41 : 239-242.

OPSAHL, S. & BENNER, R., 1997.– Distribution and cycling of terrigenous dissolved organic matter in the ocean. *Nature*, 386 : 480-482.

PRAHL, F.J. BENNETT, J.T. & CARPENTER, R., 1980.– The early diagenesis of aliphatic hydrocarbons and organic matter in sedimentary particulates from Dabob Bay, Washington. *Geochimica* et *Cosmochimica Acta,* 44 : 1967.1976.

RODIER, ??., 1984.– *L'analyses de l'eau.* 7e Edition. Dunod. 1365 pp.

SARMIENTO, J.L., 1993.– Ocean carbon cycle. *Chemical and Engineering News,* 71 : 30-43.

SEMPERÉ, R. & CAUWET, G., 1995.– Occurrence of organic colloids in the stratified estuary of Krka River (Croatia). *Estuar. Coast. Shelf Sci.,* 40 : 105-114.

SERVAIS, P., GARNIER, J., BARILLIER, A. & G. BILLEN., 1993.– *Dégradation de la matière organique à l'aval d'Achères.* Actes du Colloque Piren Seine. pp 269-285.

SENIOR, W.J., 1988.– *Etude de la matière organique dans l'estuaire de l'Elorn. Brest. France. Les Carbohydrates.* Thèse. Université de Bretagne Occidentale. 186 p.

SHOLKOVITZ, E.R., 1976.– Flocculation of dissolved organic and inorganic matter during the mixing of river water and sea water. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 40 : 831-845.

SMITH, D.C., SIMON, M., ALLDREDGE, A.L. & AZAM, F., 1992.– Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregate and implications for rapid particle dissolution. *Nature*, 359 : 139-141.

SPITZY, A & ITTEKKOT, V., 1991.– Dissolved and particulate organic matter in rivers. *In* : R.F.C. MANTOURA, J.M. MARTIN and R. WOLLAST (Editors), *Ocean Margin processes in global change.* Wiley, New York, pp. 5-17.

SUGIMURA, Y. & SUZUKI, Y., 1988.– A high temperature catalytic oxidation method for the determination of non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection for liquid sample. *Mar. Chem.,* 24 : 105-131.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The principal aim of the multidisciplinary "Seine Aval programme" which was set up by the regional council and the industries of the Seine Normandy basin is to throw light on the mechanisms of transfer of dissolved substance and particles in an extremely complex environment, namely the Seine estuary.

Within that context, the reaction of dissolved organic carbon (DOC) was studied during two periods in 1995 when flow rates were extreme (high rates in February and low rates in September) in the downstream part of the Seine estuary, between Tancarville and the mouth.

Samples of dissolved material (56 samples altogether) were taken from the surface and underwater near the water-column at three fixed spots at Tancarville, Honfleur and the mouth and examined on oceanography ships. A quantitative analysis of DOC was carried out in a laboratory immediately after each sampling operation according to the high temperature catalytic oxidation method and using a TOC 5000 machine. Dissolved organic carbon is the difference between dissolved total carbon (CO_2 obtained after oxidation at 680°C) and inorganic dissolved carbon (CO_2 obtained after the equilibrium shift of the carbonates caused by the phosphoric acid). At the same time, the C/N ratio of particulate material was determined by the measure of particulate organic carbon (POC) which was obtained after combustion from a LECO machine and of Kjeldahl nitrogen.

When the water level rises, results indicate that the soil produces DOC through soil leaching which is carried down the Seine bay with an average DOC concentration nearing 3.5 mg/l (average: 3.28 mg/l; minimum: 2.18 mg/l; maximum 4.17 mg/l; ? = 0.6). The partial expulsion of the turbidity maximum zone (TMZ), the absence of primary production and the high speed of ebb-tide currents entail a chiefly conservative reaction of the DOC during that period. Besides, the relationship one can observe between the DOC brought to the surface and that located near the bottom point to the homogeneity of the water-column when water levels are high. The main factor determining the variation of DOC is the dilution in the sea waters which have a low DOC concentration.

During low-water mark, the average rate of DOC amounts to 1.5 mg/l (minimum: 1.74 mg/l; maximum: 2.54 mg/l; ? = 0.28). The reaction of DOC when water rates are low is non-conservative since one cannot trace a regular diminution according to salinity. This non-conservative behavior is linked with the influence of many parameters including chiefly the presence of a highly developed TMZ (up to 4 g/l of MES near the bottom) as well as a plankton population detected by the measure of *a*-chlorophyll in the environment. No relationship could be established between the DOC rates at surface level and near the bottom of the water-column. The evolution of DOC measured at the fixed spot in Tancarville over a full tide cycle at a point where the water passes over the TMZ suggests that there is a significant influence of processes of sedimentation/suspension of particles on the increase or decrease of DOC levels. This reaction is partly explained by the processes of sorption and desorption of dissolved material on the particle phase.

In estuarine environment, primary production, components carried by soil leaching processes, anthropic pollution, consumption, flaking, dilution in waters containing low organic carbon and excretions from micro-organisms, are all parameters which bear on the reactions of DOC and consequently on the final amount of organic matters carried from the land to the maritime environment. Although the amount per year (for 1995) of DOC penetrating the estuary was evaluated at 70.10^3 tons thanks to the pilot study carried out by the anti-pollution unit of the Seine region in Rouen, the consideration of the various parameters afore mentioned does not enable us to calculate precisely the amount of DOC going out into the Seine bay.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 30 (3) 1999 : 197-206

PROCESSUS DE DÉGRADATION ET TOXICITÉ DES FEUILLES D'*EUCALYPTUS CAMALDULENSIS* AU MAROC*

Mariam ESSAFI & Hassan CHERGUI

Laboratoire d'Hydrobiologie et d'Écologie Générale, Faculté des Sciences Dhar El Mehraz, B.P. 1796, Fès Atlas, Maroc.

SUMMARY
(original scientific paper)

LITTER BREAKDOWN AND TOXICITY OF EUCALYPTUS CAMALDULENSIS *LEAVES IN MOROCCO*

The present study includes two complementary investigations: The breakdown of Eucalyptus camaldulensis *leaf litter in a small stream near Aïn Chkef and its connection with the benthic fauna; An investigation of the impact of* E. camaldulensis *leaf leachates on the water by their influence on the survival of* Gambusia affinis, *the main fish species in the region. The daily breakdown coefficient of submerged* E. camaldulensis *leaves was 0.052, which places this species among those with intermediate breakdown velocity. Leaf breakdown and colonization by invertebrates were found to be directly related. The toxicity of* E. camaldulensis *leaf leachates was evaluated by LT(50). Toxicity increased with duration of leaching: leachates obtained after 8 hours of submersion were 4 times more toxic than those obtained after only 4 hours of submersion and 6 times more toxic than those obtained after 1 hour of submersion.*

KEY WORDS: Breakdown - Toxicity - Dead leaves - *Eucalyptus camaldulensis.*

RÉSUMÉ
(article original)

*Deux volets ont été développés dans la présente étude : suivi des processus de dégradation des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis *dans un petit cours d'eau dans la région d'Aïn Chkef et leur utilisation par la faune benthique ; évaluation de leur influence éventuelle sur l'écosystème récepteur par l'étude de l'impact des produits de lessivage des feuilles d'E.* camaldulensis *sur la survie d'un petit poisson* Gambusia affinis, *principal vertébré du cours d'eau de la région étudiée. Le coefficient de dégradation journalière des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis *est de 0,052 ce qui place cette espèce dans la catégorie des feuilles à dégradation moyenne. Le suivi de la colonisation des feuilles, en cours de dégradation, par les invertébrés aquatiques met en évidence un lien net entre leur état de décomposition et leur degré de colonisation par la faune benthique. L'étude de la toxicité des lessivats des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis *nous a permis d'une part de quantifier cette toxicité par la détermination de la TL (50) et d'autre part de mettre en évidence l'existence d'une relation entre la durée du lessivage et la toxicité du lessivat correspondant. Ainsi le lessivat de 8 heures est 4 fois plus toxique que celui de 4 heures et 6 fois plus toxique que celui d'une heure.*

MOTS CLÉS : Dégradation - Toxicité - Feuilles mortes - *Eucalyptus* camaldulensis.

INTRODUCTION

Les apports de matière organique allochtone végétale aux eaux douces, en provenance de la végétation des rives, constituent le lien le plus important et en même temps le plus complexe entre le milieu terrestre et ce milieu aquatique. Ces apports végétaux, constitués de feuilles mortes, de brindilles, de débris de bois et autres débris organiques, constituent une source d'énergie très importante pour les écosystèmes aquatiques dulçaquicoles (FISHER & LIKENS, 1973 ; REICE, 1974 ; POST & CRUZ, 1977 ; WEBSTER & BENFIELD, 1986 ; CUMMINS *et al.,* 1989 ; IMBERT & POZO, 1989 ; ESCUDERO *et al.,* 1991 ; BOULTON & BOON, 1991 ; DOBSON *et al.,* 1992, RICHARDSON 1992). Leur dégradation représente l'une des principales caractéristiques fonctionnelles des écosystèmes aquatiques dulçaquicoles. Elle constitue le principal processus permettant la dissipation de l'énergie et la libération dans le système des nutriments stockés dans la matière organique grossière (PETERSEN & CUMMINS, 1974 ; CHERGUI & PATTEE, 1991, 1992 ;

Source : MNHN

GERHARDT, 1992; GRAÇA, 1993; MAAMRI *et al.*, 1997a et b; LOPEZ *et al.*, 1997). Elle permet aussi de réguler, en partie, l'accumulation de la matière organique végétale autochtone et allochtone au fond des eaux et influence donc la sédimentation et le recyclage des nutriments.

On sait également depuis les travaux de NYKVIST (1963) que les premières substances libérées par la litière submergée le sont dans les tous premiers jours par lessivage des substances solubles. Ces substances sont emportées en eau courante, mais susceptibles de s'accumuler dans le milieu en cas de renouvellement insuffisant, jusqu'à teinter l'eau de certaines mares ou étangs. Un effet néfaste de ce processus a préoccupé certains chercheurs qui se sont intéressés aux étangs de pisciculture ou même aux eaux courantes (HUET, 1951).

TRÉMOLIERE & CARBIENER (1981) rapportent des changements de la qualité de l'eau pendant la chute automnale des feuilles et leurs effets sur la vie aquatique. HUET (1951) a souligné la nocivité des boisements d'épicéas pour certains cours d'eau forestiers d'Ardenne Belge, entraînant parfois une stérilisation plus ou moins complète de l'écosystème. WURTZ (1955) a noté également que la présence massive de feuilles de chêne dans les étangs entrave la production piscicole et provoque la stérilisation de certaines espèces de poissons (carpe). Des expériences de laboratoire, menées par LECLERC & DEVLAMINCK (1955) ont montré de manière précise la toxicité des essences résineuses sur les poissons.

Il nous a semblé intéressant, parallèlement à l'étude de la dégradation des feuilles d'*Eucalyptus* et à leur utilisation par la faune benthique, d'évaluer leur influence éventuelle sur l'écosystème récepteur par l'étude de l'impact des produits de lessivage de ces feuilles sur la survie d'un petit poisson *Gambusia affinis*, principal vertébré du cours d'eau de la région étudiée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DÉGRADATION DES FEUILLES D'*EUCALYPTUS* DANS L'EAU

Choix et récolte du matériel foliaire.– Nous avons choisi pour cette étude des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis.* Cet arbre est bien répandu dans le secteur d'étude, ses feuilles constituent une part très importante des apports allochtones au système.

Les feuilles d'arbres étaient récoltées en automne lors de leur chute naturelle. Elles étaient ensuite séchées à l'étuve à 40 °C pendant 48 heures, refroidies en dessicateur, puis pesées à 0,2 mg près par lots de 2 g environ et enfin stockées dans des sacs de plastique jusqu'à leur utilisation.

Pour suivre la perte de poids des feuilles d'Eucalyptus dans l'eau et examiner l'impact des invertébrés sur les processus de dégradation, nous avons choisi la technique des sacs à mailles, avec des sachets de 0,5 cm d'ouverture de mailles permettant un accès facile à la majeure partie des invertébrés aquatiques.

Les sachets utilisés avaient 15 x 15 cm de côté.

Les lots de feuilles, préalablement préparés, étaient introduits chacun dans un sachet avec deux ou trois pierres permettant de le lester dans l'eau. Les sachets étaient ensuite attachés à la végétation riveraine à l'aide d'un fil de nylon, puis déposés au niveau des différents points de prélèvement.

Chaque sachet portait une petite étiquette en plastique indiquant le poids sec exact des feuilles qu'il contenait.

Description de la station d'étude

Les relevés étaient réalisés dans le cours d'eau d'Aïn Chkef. C'est un petit cours d'eau qui prend sa source à Aïn Chkef à environ 7 kilomètres à l'ouest de la ville de Fès, Maroc.

Au niveau de la source, l'eau s'étale dans une dépression de 4,5 m de longueur et de 3 à 4 m de largeur avant de couler sur le reste de son parcours. Une partie de l'eau de la source est utilisée pour alimenter le complexe touristique d'Aïn Chkef.

La végétation aquatique est constituée d'algues vertes filamenteuses et de quelques rares pieds de *Charas vulgaris*. La végétation riveraine est composée d'*Equisetum fluviatilis, de Salix sp.* et *de Typha latifolia.* Les versants de la vallée sont recouverts essentiellement d'*Eucalyptus camaldulensis.*

Sur le fond du lit dominent les éléments fins (sable et vase) avec quelques pierres par endroits.

La faune vertébrée aquatique est dominée essentiellement par *Gambusia affinis.* Cette espèce joue un rôle important dans la lutte contre les Anophèles en consommant une grande quantité de larves de moustiques.

La faune invertébrée est dominée par le Gastéropode *Melanopsis praemorsa*, considéré par certains auteurs (CHERGUI & PATTEE 1990 a et b) comme principal dilacérateur des apports feuillus à de nombreuses eaux douces marocaines.

À partir de fin mars 1997, 21 échantillons étaient répartis tout au long des rives sous le couvert de la végétation riveraine qui s'avance dans l'eau et dans le lacis des racines des arbres.

Récupération et traitement des sachets.– Toutes les deux semaines du 9 avril 1997 au 3 juillet 1997, trois sachets étaient prélevés. Au moment de son retrait, chaque sachet de feuilles était immédiatement glissé dans un sac de plastique étanche afin d'éviter le départ de la faune associée aux feuilles et la perte de matériel foliaire.

Une fois arrivé au laboratoire, chaque sachet était traité de la manière suivante :

Source : MNHN

- récupération et fixation au formol de la macrofaune visible à l'œil nu ;

- lavages répétés, sous un faible jet d'eau, à l'aide d'un pinceau, de toutes les feuilles (ou du moins ce qu'il en restait) une par une pour éliminer les détritus et le limon ;

- séchage du matériel foliaire restant, à l'étuve à 40 °C pendant 48 heures ;

- nouvelle pesée à 0,2 mg près, après passage dans un dessicateur.

La biomasse des invertébrés est déterminée à partir de leur poids sec. L'intérêt est d'atténuer l'importance des organismes riches en eau dans les mesures de biomasse. Le poids sec était évalué après passage de 24 heures dans une étuve à 105 °C (PAINE, 1971).

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA TOXICITÉ DES FEUILLES D'*EUCALYPTUS*

L'effet toxique possible des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* a été étudié sur le poisson *Gambusia affinis*.

Les feuilles ont été récoltées le long du cours d'eau d'Aïn Chkef. Les feuilles mortes nouvellement tombées étaient ramassées sur le sol, aux mois d'octobre et novembre 1996. Elles étaient jaunes, parfois vertes. La récolte a été faite en dehors des périodes de pluie pour exclure toute possibilité de lessivage naturel.

Les Gambusies utilisées comme organismes test ont été pêchées à l'épuisette en automne dans le cours d'eau d'Aïn Chkef puis maintenues au laboratoire dans des aquariums de 50 l de capacité remplis au 3/4 avec de l'eau d'Aïn Chkef contenant quelques pieds d'Elodée.

L'aération était assurée par bullage à l'aide d'un aérateur de type RENA 301, et la température maintenue constante à 18 °C à l'aide d'un thermoplongeur.

Préparation des feuilles et mise au point des tests.– Les feuilles, séchées à l'étuve à 40 °C pendant 48 heures, sont pesées par petits lots de 2 g (exprimés en poids sec). Chaque lot de feuilles est placé dans un bécher contenant un litre d'eau provenant d'Aïn Chkef et filtrée sur tampon d'ouate. Ces béchers sont ensuite maintenus à température ambiante (soit environ 18 °C). Après 1, 4, 8 et 24 heures d'incubation, on récupère le matériel végétal du bécher, et on place, dans chaque bécher, 10 *Gambusies* de tailles relativement homogènes. Pour chaque temps de lessivage on disposait de 3 béchers et de 3 témoins contenant chacun la même quantité d'eau.

L'eau des béchers était constamment oxygénée à l'aide de pompes RENA 301, le débit étant réglé, par des robinets, à environ 100 bulles par minute. Une élimination quotidienne des fèces fut nécessaire pour éviter toute contamination supplémentaire.

Les béchers contenant les poissons étaient maintenus à température ambiante (18 à 20 °C). Toutes les heures, les béchers étaient examinés, les poissons morts retirés et le degré de toxicité des différents lessivats estimé en déterminant la mortalité.

Pour chaque temps de lessivage et au bout de chaque heure, les mortalités relevées (moyenne des trois mesures de la mortalité cumulée en fonction du temps de séjour des poissons), nous ont permis de tracer de façon empirique des diagrammes approchés, à partir desquels nous avons défini la relation entre le pourcentage de mortalité cumulée et le temps de séjour des poissons dans l'eau. Ces diagrammes nous ont permis de comparer les cinétiques de mortalité entre les différents temps de lessivage.

Pour chiffrer la toxicité des différents lessivats nous avons calculé les TL (50) (temps létaux de 50 % des sujets) à partir de la méthode des probits (LICHTFIELD et WILCOXON, 1949). Nous avons ainsi transformé les pourcentages de mortalité en probits et le temps d'incubation en valeurs logarithmiques.

La méthode des moindres carrées nous a permis de déterminer la droite de régression.

RÉSULTATS

PERTE DE POIDS DES FEUILLES DANS L'EAU ET LEUR COLONISATION PAR LES INVERTÉBRÉS

Après trois mois et demi d'immersion dans l'eau, les feuilles d'*Eucalyptus* perdent environ 60 % de leur poids initial (FIG. 1).

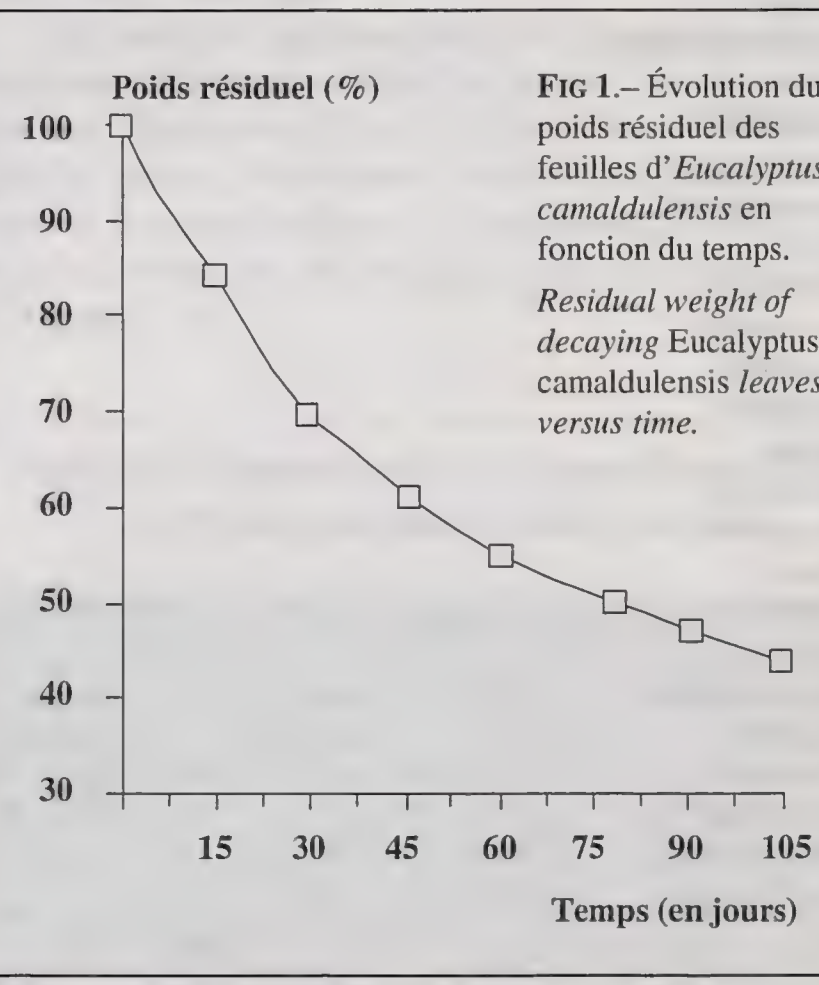


FIG 1.– Évolution du poids résiduel des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* en fonction du temps.

Residual weight of decaying Eucalyptus camaldulensis *leaves versus time.*

Source : MNHN

Cette perte suit le schéma classique de la dégradation des feuilles dans l'eau avec deux phases :

• Une première phase relativement rapide et qui correspondrait au lessivage des feuilles (phénomène physique de dissolution rapide des substances hydrosolubles des feuilles). Cette phase dure environ deux semaines avec une perte totale moyenne de l'ordre de 15 %.

• Une seconde phase relativement plus lente.

La perte de poids des feuilles d'*Eucalyptus* au cours du temps semble suivre le modèle exponentiel (Yt = Y0 e -kt, Yt représente le poids résiduel des feuilles au temps t, Y0 le poids initial des feuilles et k le coefficient de dégradation exponentielle) décrit par OLSON (1963), avec un coefficient de corrélation r = 0,92 et un coefficient

TABLEAU I.– Liste des taxons récoltés dans l'ensemble des trois sachets aux différentes dates de prélèvement.
Taxons collected in the three bags and for the different dates of sampling.

TAXONS	9 avril 1997	23 avril 1997	7 mai 1997	21 mai 1997	5 juin 1997	19 juin 1997	3 juillet 1997
Triclades							
Planaria	32	38	56	111	16	34	18
Achètes							
Glossiphonia			46	4	15		
Oligochètes							
Branchiura sowerbyi	10	21	64	21	39	21	51
Lumbricus		1		19	1	21	2
Branchiobdella		1					
Mollusques							
Melanopsis praemorsa	7	6		3	1	10	1
Melanopsis costella	9				2	1	
Valvata	1		1	6	5	13	3
Bithynia		1		1		4	1
Bithinella		1	2		9		
Physa acuta	1		3	2	4	3	6
Limnaea	2	2		3	3	4	8
Amphipeplea glutinosa						1	
Pisidium	7	7	26	42	79	76	57
Sphaerium					1		11
Unio							1
Crustacés							
Condona candida	26	56	469	185	242	202	134
Cypris vidua	9	12	3				
Cyclops			3	1	5	4	
Acariens							
Piona conglobata		1					
Odonates							
Libellulidae	1						
Platycnemis				1			
Ephéméroptères							
Caenis	2						
Plécoptères							
Nemouroidea		1					
Homoptères							
Coléoptères							
Agabus	1				1		
Hydrovatus	2						
Laccophilus	1						
Noterus	1						
Collemboles							1
Diptères							
Hemerodromia	1						
Tanytarsini				1		2	
Chironominae	60	44	68	23	19	14	26
Tanypodinae		1		4		3	4
Orthocladiinae				1			
Ceratopogoninae			1				
Total		**193**			**442**	**413**	**324**

Source : MNHN

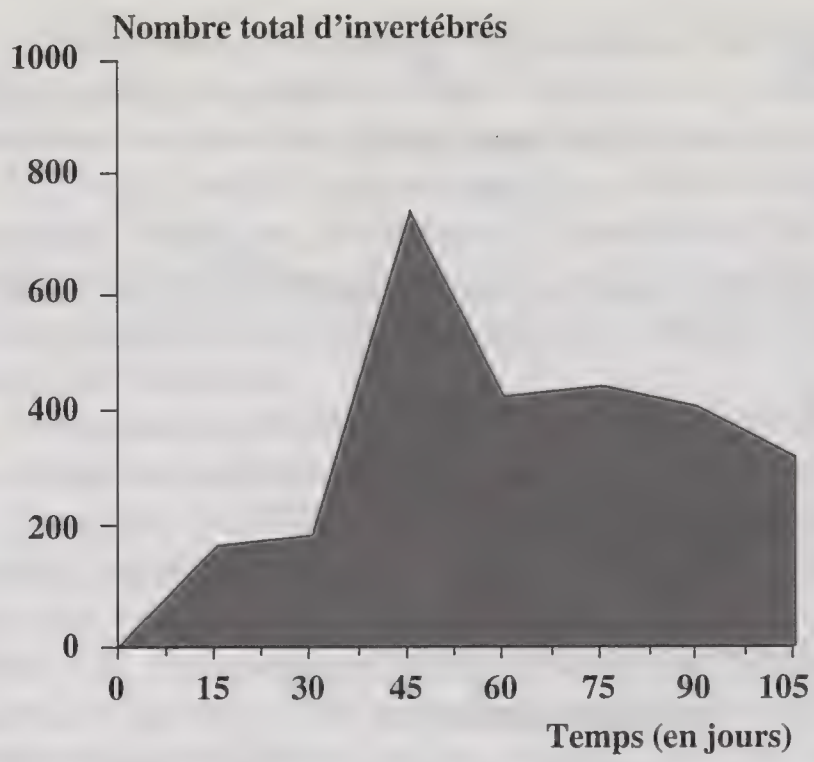


FIG. 2.– Évolution du nombre total d'invertébrés au cours de la dégradation des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* dans l'eau.

Total invertebrate numbers on submerged Eucalyptus camaldulensis *leaves versus time.*

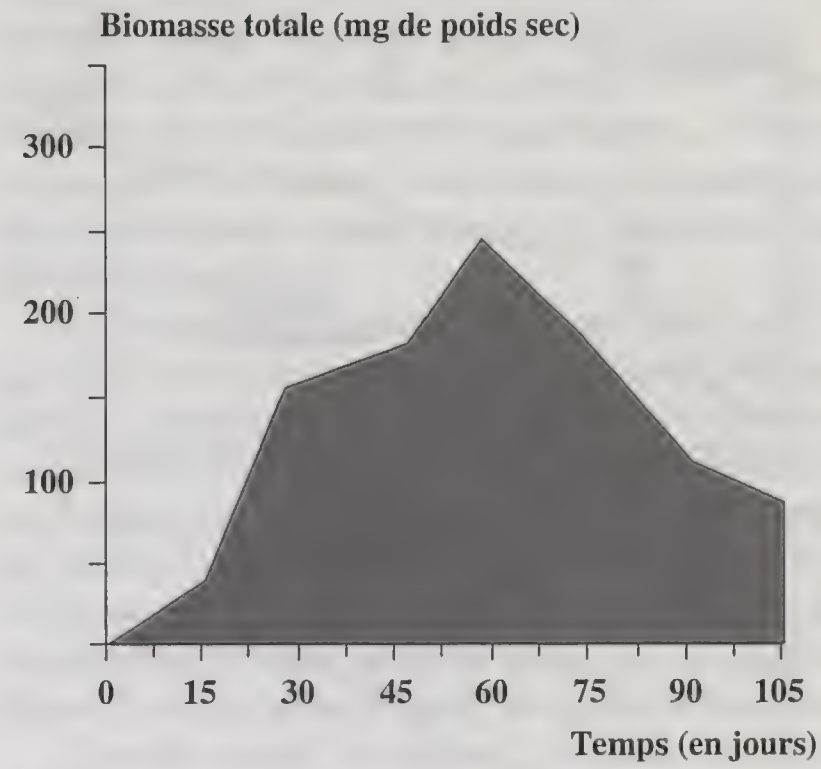


FIG. 3.– Évolution de la biomasse totale des invertébrés au cours de la dégradation des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* dans l'eau.

Total invertebrate biomass (mg dry weight) on submerged Eucalyptus camaldulensis *leaves versus time.*

exponentiel de dégradation journalier k = -0,052.

Le tableau I donne la liste des taxons récoltés. Triclades, Oligochètes, Mollusques, Crustacés et Chironominae sont présents tout au long de l'expérience. L'évolution du nombre et de la biomasse totale (FIG. 2-3) des invertébrés par sachet de feuilles d'*Eucalyptus* en dégradation dans l'eau permet de voir globalement, la succession de trois phases :

• Une première phase de latence d'une durée de 15 à 30 jours, où le nombre et la biomasse restent faibles.

• Lorsque les feuilles sont bien conditionnées, le nombre et la biomasse totale augmentent, atteignant leur maximum, c'est la seconde phase.

• Une fois le maximum atteint, le nombre et la biomasse totale par sachet de feuilles diminuent vers les derniers stades. A cette période, l'observation directe des feuilles montre qu'elles ne présentent généralement plus guère que les nervures et les pétioles.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA TOXICITÉ DES FEUILLES D'*EUCALYPTUS* DANS L'EAU

Au niveau comportemental nous avons observé, quelques heures après le début des tests, des troubles moteurs chez les Gambusies, avec parfois des réflexes très violents. Nous avons également observé une diminution du rythme des mouvements respiratoires manifestée par une ouverture quasi constante des opercules. Les poissons montaient très souvent à la surface de l'eau pour respirer.

Les cinétiques de mortalité (FIG. 4), pour l'ensemble des lessivats étudiés, montrent globalement la même allure : une forte mortalité pendant les premières heures d'incubation, suivie d'un ralentissement progressif pendant le reste du temps.

On note par ailleurs que plus la durée de lessivage augmente et plus la toxicité augmente, ce qui est traduit par une diminution de la TL (50) (TAB. II). La TL (50) pour le lessivat d'une heure est deux fois plus élevée que celle du lessivat de 4 heures, 6 fois plus que celle du lessivat de 8 heures et 10 fois plus que celle du lessivat de 24 heures.

TABLEAU II.– Détermination des TL (50) des différents lessivats.

LT (50) determination of the different leachates.

	DROITE DE RÉGRESSION PROBIT			
Durée de lessivage	**Ordonnée à l'origine**	**Pente**	**r**	**TL (50) (h)**
01 heures	0,4791	0,9242	0,98	133
04 heures	1,2539	0,8559	0,93	80
08 heures	2,4186	0,8398	0,90	22
24 heures	3,4104	0,6452	0,90	14

Source : MNHN

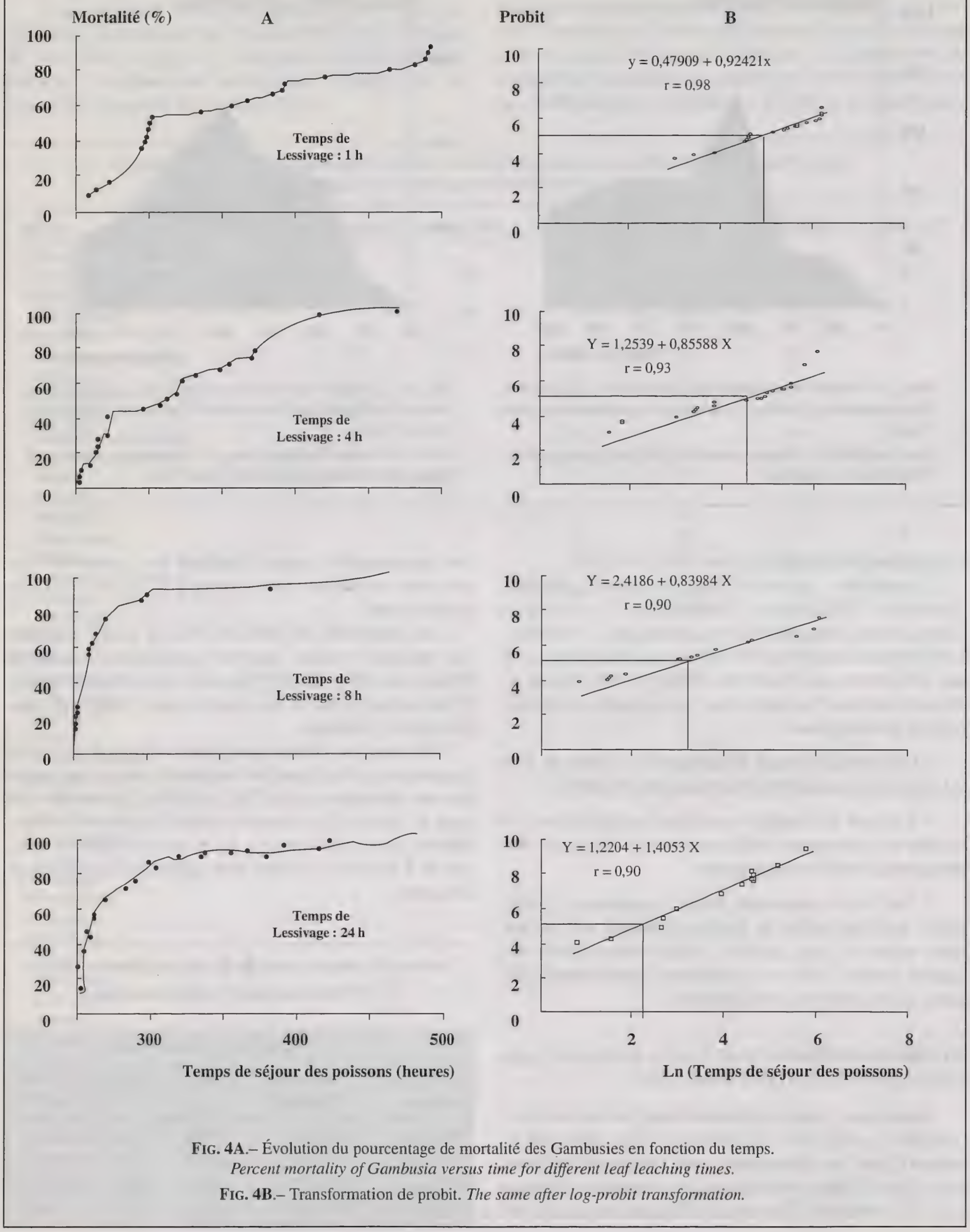


FIG. 4A.– Évolution du pourcentage de mortalité des Gambusies en fonction du temps.
Percent mortality of Gambusia versus time for different leaf leaching times.

FIG. 4B.– Transformation de probit. *The same after log-probit transformation.*

Source : MNHN

DISCUSSION

L'étude des processus de dégradation des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* dans l'eau nous a permis de quantifier la vitesse de dégradation de cette espèce (k = -0,052) qui semble appartenir à la classe "espèce moyenne" établie par PETERSEN & CUMMINS (1974). Les feuilles d'*Eucalyptus* peuvent ainsi persister pendant au moins six mois dans l'eau, mais elles ne sont pas particulièrement réfractaires.

Comparée aux feuilles d'*Eucalyptus globulus* étudiées par LOPEZ *et al.* (1997) dans un petit cours d'eau du NW de l'Espagne (-0,0228 < k <-0,0449), *E. camaldulensis* semble disparaître plus rapidement. Cette différence est peut-être liée à l'état des feuilles avant leur immersion. Celles d'*E. camaldulensis* étaient séchées avant leur incubation, ce qui est le cas général des feuilles sous climat méditerranéen chaud tel celui du Maroc, alors que celles d'*E. globulus* étaient utilisées à l'état frais.

En se référant à la littérature, on constate que sous climat méditerranéen, le rôle des organismes benthiques dans la dégradation des matières organiques allochtones, en particulier les feuilles mortes, est très discuté (IMBERT & POZO, 1989 ; ESCUDERO *et al.,* 1991 ; POZO, 1993 ; BASAGUREN & POZO, 1994; CORTES *et al.,* 1994; CANHOTO & GRAÇA, 1995; ABELHO & GRAÇA, 1996; LOPEZ *et al.,* 1997). Plusieurs facteurs interfèrent et il est parfois difficile dans les conditions naturelles d'évaluer l'effet réel de la faune benthique sur la dégradation des feuilles.

La phase initiale de latence, observée au niveau de la colonisation des feuilles d'*E. camaldulensis* par les invertébrés et relevée également par d'autres auteurs sur d'autres espèces (PETERSEN & CUMMINS, 1974 ; BÄRLOCHER & KENDRICK, 1974; HART & HOWMILLER 1975; SEDELL *et al.,* 1975), correspondrait à la période de conditionnement des feuilles par les micro-organismes évoquée par PETERSEN & CUMMINS (1974). En colonisant les feuilles, ces micro-organismes, augmentent leur teneur en azote, en protéines, en stérols, et en vitamines (CRUZ & GABRIEL, 1974; WARD & CUMMINS, 1979; BÄRLOCHER *et al.,* 1978 a et b; CUMMINS & KLUG, 1979), et les rendent plus attractives pour les invertébrés aquatiques.

Vers les derniers stades, leur nombre et leur biomasse diminuent. Cette diminution pourrait être liée à une diminution de la quantité des matières foliaires dans chaque sachet et des qualités nutritionnelles des feuilles (PETERSEN & CUMMINS, 1974 ; WINTERBOURN, 1978 ; PIDGEON & CAIRN, 1981 ; BYREN & DAVIES, 1986). RICHARD et al. (1982) observent le même phénomène sur les feuilles du Peuplier noir et l'attribuent à une baisse de la concentration en azote et en phosphore.

Devant ce lien entre la perte du poids des feuilles et leur degré de colonisation par la faune benthique, on est amené à souligner le rôle que peuvent jouer les invertébrés dans la dégradation des feuilles dans l'eau. Ce rôle a été confirmé par plusieurs auteurs (EGGLISHAW, 1964 ; DARNELL, 1964; CUMMINS *et al.,* 1966; MINSHAL, 1967; CUMMINS *et al.*, 1973; MACKAY & KALFF, 1973; PETERSEN & CUMMINS, 1974; ANDERSON & GRAFIUS, 1975). Leurs travaux montrent bien l'importance des matières organiques allochtones comme source de nourriture pour ces invertébrés aquatiques.

Les invertébrés occupent ainsi une place très importante dans le transfert d'énergie des systèmes terrestres aux systèmes aquatiques. En plus de la conversion de la production primaire en tissus animaux qui seront consommés par les prédateurs, ils augmentent la vitesse de dégradation des matières allochtones. Les fines particules qui en résultent, ainsi que leurs fèces, après avoir été décomposées par les micro-organismes, seront utilisées par les racleurs-collecteurs sous une autre forme d'énergie et de nutriment.

Cet effet positif des apports feuillus sur les écosystèmes aquatiques récepteurs, plus ou moins important selon les espèces végétales, ne doit pas cacher leur action nocive, surtout pendant les premiers stades de décomposition des feuilles dans l'eau.

Quelques heures seulement après l'introduction des Gambusies dans les béchers contenant les lessivats des feuilles d'*Eucalyptus*, nous avons observé des troubles moteurs chez ces poissons. CARBIENER (*in* TRÉMOLIERES, 1983) avait fait des observations similaires dans un petit étang au moment de la chute des feuilles mortes de *Populus nigra*. Les poissons, en état de détresse respiratoire, remontaient à la surface de l'eau et se laissaient prendre facilement à la main. Les mêmes observations ont été faites par MELHAOUI (1994) sur les civelles de l'embouchure de la Moulouya en présence de poudre brute de laurier rose.

Nos résultats sur les feuilles d'*Eucalyptus* montrent que plus la durée du lessivage augmente plus les feuilles deviennent toxiques. Les lessivats obtenus après 24 heures de lessivage sont 10 fois plus toxiques que ceux obtenus après une heure (avec une TL 50 passant de 13 à 133 jours). La concentration des substances toxiques peut augmenter avec le temps de lessivage, mais de nouvelles substances peuvent aussi être progressivement lessivées.

Plusieurs auteurs attribuent cette toxicité au contenu phénolique des feuilles comme nous l'avons déjà observé sur les feuilles de Laurier rose (CHERGUI *et al.*, 1997). En travaillant sur des étangs de pisciculture de la Carpe, LEVRE (1945 *in* WURTZ, 1955) observa une stérilité totale de cette espèce au moment de la chute des feuilles mortes et attribua ce phénomène aux polyphénols des feuilles. MELHAOUI (1994) a noté que les mortalités massives des civelles dans l'estuaire de la Moulouya sont, en partie, liées à l'action toxique des polyphénols et d'autres composés organiques provenant des macérats des feuilles de lau-

Source : MNHN

rier rose s'accumulant autour ou en amont des cages de stabulation des civelles d'anguilles. En comparant la toxicité de dix espèces feuillues *(Populus nigra, Populus canadensis, Populus alba, Quercus robur, Carpinus betulus, Juglans regia, Alnus glutinosa, Fagus sylvatica, Betula pendula* et *Fraxinus excelsior)* TRÉMOLIERES et CARBIENER (1985) avaient constaté qu'il existe une relation significative entre la toxicité des feuilles et leur contenu phénolique.

La chute des feuilles mortes d'*Eucalyptus* peut ainsi modifier considérablement la qualité du milieu aquatique récepteur. Bien que nous ne l'ayons pas mesurée, nos observations sur le terrain nous ont permis de constater un changement au niveau de la couleur des eaux (devenant parfois noirâtres, surtout au niveau des trous d'eau) lors de la chute des feuilles. Cette contamination naturelle peut être à l'origine de la perturbation de l'équilibre physico-chimique et biologique des eaux.

Bien que nous ne l'ayons pas vérifié expérimentalement, la toxicité des feuilles d'*Eucalyptus* pourrait être due à leur contenu phénolique. Mais il est probable que les composés phénoliques ne soient pas les seuls responsables des mortalités observés chez les Gambusies. D'autres substances pourraient aussi être impliquées, à savoir les alcaloïdes, les terpénoïdes, les saponosoïdes…

Le processus de contamination naturelle de l'eau déclenché par la chute des feuilles paraît donc de nature complexe. L'effet toxique pourrait être indirect (désoxygénation biochimique et microbiologique de l'eau en présence du système polyphénol-polyphénoloxydase) et/ou direct et imputable soit aux substances extractibles (polyphénols, alcaloïdes, saponosoïdes…), soit aux produits de transformations biochimiques oxydatives des polyphénols, soit encore aux sous-produits de fermentation, sans exclure éventuellement les effets dystrophisants mélaniques.

BIBLIOGRAPHIE

ABELHO, M., & GRAÇA, M.A.S., 1996.– Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in central Portugal. *Hydrobiologia,* 324 : 195-204.

ANDERSON, N.H. & GRAFIUS, E., 1975.– Utilization and processing of allochthonous material by stream Trichoptera. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 19 : 3083-3088.

BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B., 1974.– Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. *J. Ecol.,* 62 : 761-791.

BÄRLOCHER, F., KENDRICK, B. & MICHAELIDES, J., 1978 a.– Colonization and conditioning of *Pinus resinosa* needles by aquatic hyphomycetes. *Arch. Hydrobiol.,* 81 : 462-474.

BÄRLOCHER, F., MACKAY, R.J. & WIGGING, G.P., 1978 b.– Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. *Arch. Hydrobiol.,* 81 : 269-295.

BASAGUREN, A. & POZO, J., 1994.– Leaf litter processing of alder and eucalyptus in the Agüera stream system (northern Spain). II. Macroinvertebrates associated. *Arch. Hydrobiol.,* 132 : 57-68.

BOULTON, A.J. & BOON, P.I., 1991.– A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments : time to turn over an old leaf ? *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.,* 41, 1-43.

BYREN, B.A. & DAVIES, B.R., 1986.– The influence of invertebrates on the breakdown of *Potamogeton pectinatus* L. in a coastal marina (Zandvlei, South Africa). *Hydrobiologia,* 137 : 141-151.

CANHOTO, C. & GRAÇA, M.A.S., 1995.– Food value of introduced eucalyptus leaves for a Mediterranean stream detritivore : *Tipula lateralis. Freshwat. Biol.,* 34 : 209-214.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1990 a.– The influence of season on the breakdown of submerged leaves. *Arch. Hydrobiol.,* 120 : 1-12.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1990 b.– The processing of leaves of trees and aquatic macrophytes in the network of the River Rhone. *Internat. Revue ges. Hydrobiol.,* 75 : 281-302.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1991.– Dégradation des feuilles mortes allochtones dans le réseau de la Basse Moulouya, au Maroc. *Acta oecol.,* 12 : 543-560.

CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1992.– Processing of fresh and dry Salix leaves in a Moroccan river system. *Acta. Ecol.,* 13 : 291-298.

CHERGUI, H., HADDY, L., MARKAOUI, M. & PATTEE, E. 1997. - Impact des produits de lessivage des feuilles mortes sur les qualités chimique et biologique des milieux aquatiques récepteurs. *Acta Oecologica,* 18 : 531-542.

CORTES, R.M.V., GRAÇA, M.A.S. & MONZON, A., 1994.– Replacement of alder by eucalyptus along two streams with different characteristics : Differences on decay rates and consequences to the system functioning. *Verh. Int. Ver. Limnol.,* 25 : 1697-1702.

CRUZ, A.A. de la & GABRIEL, B.C., 1974.– Caloric, elemental, and nutritive changes in decomposing *Juncus roemerianus* leaves. *Ecology,* 55 : 882-886.

CUMMINS, K.W. & KLUG, M.J., 1979.– Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. System.,* 10 : 147-172.

CUMMINS, K.W., KOFFMAN, W.P. & ROFF, P.A., 1966.– Trophic relationships in small woodland streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 16 : 627-638.

CUMMINS, K.W., PETERSEN, R.C., HOWARD, F.O., WUYCHECK, J.C. & HOLT, V.I., 1973.– The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology,* 54 : 336-345.

CUMMINS, K.W., WILZBACH, M.A., GATES, D.M., PERRY, J.B. & TALIAFERRO, W.B., 1989.– Shredders and riparian vegetation. *BioScience,* 39 : 24-30.

DARNELL, R.M., 1964.– Organic detritus in relation to secondary production in aquatic communities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 15 : 462-470.

DOBSON, M., HIDREW, A.G., IBBOTSON, A. & GARTHWAITE, J., 1992.– Enhancing litter retention in streams : do altered hydraulics and habitat area confound field experiments ? *Freshwat. Biol.,* 28 : 71-79.

EGGLISHAW, H.J., 1964.– The distributional relationships between the bottom fauna and plant detritus. *J. Anim. Ecol.,* 33 : 463-476.

ESCUDERO, A., SANZ, S., ARCO, J.M. & GARRIDO, M.V., 1991.– Leaf litter decomposition in a mountain stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 24 : 1987-1993.

FISHER, S.G. & LIKENS, G.E., 1973.– Energy flow in Bear Brook, New Hapshire : an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.,* 43 : 421-439.

Source : MNHN

GERHARDT, A., 1992.– Qualitative and quantitative investigations on the detritus content of the Breitenbach (Eastern Hesse). *Arch. Hydrobiol.,* 124 : 35-51.

GRAÇA, M.A.S., 1993.– Patterns and processes in detritus-based systems. *Limnologica,* 32 : 104-114.

HART, S.D. & HOWMILLER, R.P., 1975.– Studies on the decomposition of allochthonous detritus in two southern California streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 19 : 1665-1674.

HUET, M., 1951.– Nocivité de boisements en épicéas pour certains cours d'eau d'Ardenne belge. *Verh. internat. Verein. Limnol.,* 11, 189 - 200.

IMBERT, J.B. & POZO, J., 1989.– Breakdown of four leaf litter species and associated fauna in a Basque Country forested stream. *Hydrobiologia,* 182 : 1-14.

LICHTFIELD, J. T. JR & WILCOXO, N F., 1949.– A simplified method of evaluating dose experiments. *J. Pharmac. Expr. Ther.,* 96 : 99-113.

LOPEZ, E.S., FELPETO, N. & PARDO, I., 1997.– Comparisons of methods to study the processing of *Alnus glutinosa* and *Eucalyptus globulus* leaves in a forested headwater stream. *Limnetica,* 13 : 13-18.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1997 a - Dynamique des apports de litière végétale et de la faune invertébrée dans une rivière méditerranéenne temporaire : l'Oued Cherraa, au Maroc. *Ecologie,* 28 : 251-264.

MAAMRI, A., CHERGUI, H. & PATTEE, E., 1997 b.– Leaf litter processing in a temporary Northeastern Moroccan river. *Arch. Hydrobiol.,* 140 : 513-531.

MACKAY, R.J. & KALFF, J., 1973.– Ecology of two related species of caddisfly larvae in the organic substrates of a woodland stream. *Ecology,* 54 : 499-511.

MELHAOUI, M. 1994.– *Ecologie des ressources halieutiques des eaux continentales à intérêt économique: Anguillidae, Salmonidae*. Thèse d'état, Fac, Sciences, Oujda, 163 p.

MINSHALL, G.W., 1967.– Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland spring brook community. *Ecology,* 48 : 139-149.

NYKVIST, N., 1963.– Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Studia forestalia suecica,* 3: 1-31.

OLSON, J.S., 1963.– Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology,* 44 : 322-331.

PAINE, R.T., 1971.– The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 2 : 145-164.

PETERSEN, R.C. & CUMMINS, K.W., 1974.– Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.,* 4 : 343-368.

PIDGEON, R.W.J. & CAIRNS, S.C., 1981.– Decomposition and colonization by invertebrates of native and exotic leaf materials in a small stream in New England (Australia). *Hydrobiologia.,* 77 : 113-127.

POST, A.H. & CRUZ, A.A. 1977.– Litterfall, litter decomposition and flux of particulate organic material in a coastal plain stream. *Hydrobiologia,* 55 : 201-207.

POZO, J. 1993.– Leaf litter processing of alder and eucalyptus in the Agüera stream system (north Spain). I. Chemical changes. *Arch. Hydrobiol.,* 127 : 299-317.

REICE, S.R. 1974.– Environmental patchiness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream. *Ecology,* 55 : 1271-1282.

RICHARD, Y., LAFLAMME, N. & MOREAU, G., 1982.– Colonisation par les microorganismes, évolution de la composition chimique des feuilles de différentes espèces d'arbres (peuplier, aulne, myrique) dans les eaux oligotrophes du Bouclier canadien et incidence sur leur utilisation par les macroinvertébrés. *Hydrobiologia,* 96 : 65-75.

RICHARDSON, J.S., 1992.– Food, microhabitat or both ? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a mountain stream. *Freshwat. Biol.,* 27 : 169-176.

SEDELL, J.R., TRISKA, F.J. & TRISKA, N. S., 1975.– The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams. I. Weight loss and associated invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 19 : 1617-1627.

TREMOLIERES, M., 1983.– *Aspect de l'impact des litières forestières sur les écosystèmes aquatiques*. Thèse Univ. Strasbourg, 150 p.

TREMOLIERES, M. & CARBIENER, R., 1981.– Aspects de l'impact de litières forestières sur des écosystèmes aquatiques. I - L'effet désoxygénant de systèmes phénoloxydases-polyphénols. *Acta oecologica, Oecol. gener.,* 2 : 199-212.

TRÉMOLIÈRES, M & CARBIENER, R. 1985.– Quelques aspects des interactions entre litières forestières et écosystèmes aquatiques ou terrestres. *Rev. Ecol. (Terre Vie).,* 40 : 435 - 449.

WARD, G.M. & CUMMINS, K.W., 1979.– Effects of food quality on growth of a stream detritivore *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera : Chironomidae). *Ecology,* 60 : 57-64.

WINTERBOURN, M.J., 1978.– An evaluation of the mesh bag method for studying leaf colonization by stream invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 20 : 1557-1561.

WEBSTER, J.R. & BENFIELD, E.F., 1986.– Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 17, 567-594.

WURTZ, 1955.– Action des feuilles de peuplier dans les petits bassins de pisciculture. *Bull. fr. Piscic.,* 179 : 41 - 52.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This investigation on submerged *Eucalyptus camaldulensis* leaves in a small stream near its source in Aïn Chkef, some 7 km west of the city of Fès in Central Morocco, includes two complementary parts:

- an assessment of *Eucalyptus* leaf litter breakdown and colonisation by invertebrates in 15x15 cm mesh bags with 0,5 meshes, and
- an assessment of the impact of *Eucalyptus* litter on the aquatic ecosystem by evaluating the influence of leachates obtained after different incubation times (1 hr, 4 hrs, 8hrs and 24 hrs) on the survival of *Gambusia affinis*, a small fish common in the stream.

The freshly-fallen leaves were dried in the air at 40°C for 48 hours.

In the water, leaf weight loss was negatively exponential versus time with a daily breakdown coefficient of k = -0.052. This corresponds with medium decay velocity established by PETERSEN and CUMMINS (1974). After 3.5 months in the water, the eucalypt leaves had lost approximately 60% of their initial weight. Breakdown versus time proceeded according to the usual curve with a faster initial velocity (first two weeks) due to leaching, after which breakdown became gradually slower. Thus eucalypt leaves may persist for at least six months in the water, but they are not outstandingly refractory material.

Changes in number and total biomass on invertebrates versus time, evaluated per mesh bag containing decaying eucalypt leaves, proceeded in three periods:

- a first time lag that lasted some 15 to 30 days during which numbers and biomass remained low -leaf conditionning by

Source : MNHN

microorganisms presumably occured during this period,

- a second period during which numbers and biomass increased and peaked, when the leaves were conditioned,
- and a final period after the peak, when numbers and biomass per litter bag decreased. This decrease was presumably due to the gradual destruction of the leaves and to the decrease in nutritional quality of the remaining litter. During this period, direct observation of the leaves shows that ribs and petioles are the main remains.

The coincidence of weight loss and degree of colonisation of the leaves by invertebrates suggests the role played these animals in the breakdown of the leaves in the water, although the influence of invertebrates under the Mediterranean climate is much discussed.

This positive impact of leaf litter on aquatic ecosystems has a counterpart in its noxious effect, especially during the initial stages of decay.

The leaf leachates caused locomotion troubles in *Gambusia* after a few hours, with occasional violent jerks. Also, the rhythm of opercular movements decreased, the opercula often remained wide open and the fish rose to the surface to breathe.

The mortality curves presented the same general aspect for all leachates investigated: mortality was high during the first hours and gradually decreased later on. Mortality increased with leaching duration. Lethal Time LT (50) was 10 times greater after 1 hour's leaching than after 24 hours' leaching. The concentration of some toxic substances may have increased with the duration of leaching, but substances may also have been leached later on.

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

ATACHI Pierre S. (Faculté des Sciences Agronomiques, Université Nationale du Bénin. B.P. 526 COTONOU, République du Bénin, FAX (229) 350632, TEL. (229) 360257).– ***Bioecological Study of Maruca vitrata (FABRICIUS) in cowpea crops Vigna unguiculata (L.) WALP in Benin*. Prospects of integrated pest management. Thesis submitted in fulfilment of requirement for the Degree of Doctor d'Etat ès Sciences Naturelles. Presented on 8th January 1998 in University of Cocody (Abidjan). Jury: K. FOUA-BI, Directeur; Y. TANO, K. AKA & B. SERI, examinateurs; I. ALZOUMA & C. DOSSOU, rapporteurs.**

The bioecological study of the pyralid *Maruca vitrata* (FABRICIUS) in conditions cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) WALP, has been carried out under field and laboratory conditionsfrom 1984 to 1996 in the Republic of Benin. Over fifteen cowpea varieties were used in this study.

The aim of this study is to integrate the biology of *Maruca* revealed under laboratory conditions with the synecology carried out in the field for obtaining an environment protection and the increase of grain yield of cowpea. Main parameters concerned in ecosystems are: abiotic factors, host plants, phytophagous insects commensals of *Maruca*, entomophagous insects, the impact of insecticides and the use of fertilizers.

The young larvae of *Maruca* (1st, 2nd and 3rd instars) injure terminal shoots and flower buds, whereas the old larvae (4th and 5th larval instars) damage open flowers and pods. No larval instar ever infests dry pods. The host plant suffers a high energetic loss following the damage inflicted by *Maruca* infestation, as revealed by the study of the biomass dynamics of the pyralid. Larval and adult food (sugar, glucose or honey) greatly affects the biological parameters (intrinsic rate of increase, finite rate of increase, net potential of reproduction, length of generation time, capacity of increase, duration of sexual maturation time, longevity of the moths, female offspring) of the pyralid.

Abiotic factors such as temperature, relative humidity, rainfall, insolation, exert various combined effects on Maruca according to the ecosystems, the pair temperature-hygrometry always having the main influence on the biology of the pyralid. Rainfall also has an important effect on the population dynamics of *Maruca*, mainly indirectly through its influence on the host plant.

In the field, *Maruca* utilizes various host plant reservoirs in the course of the dry season(s), when cowpea is not available. In different agro-ecosystems of Benin, 22 host-plants of *Maruca* were recorded, 77% being leguminous plants. Among these, 18 constituted new records, in comparison with the results of TAYLOR (1978).

Concerning insect pests harmful to cowpea, 35 species were registered in Benin, belonging to 18 families distributed within 7 orders. (The family of Bruchidae which concerns post harvest pests is not considered here). Numerous phytophagous insects in this list were found on as commensals of *Maruca* on cowpea.

Among the entomophagous species attacking this pyralid, three different types of larval parasitoïds were registered. They include one tachinid (Diptera) and two braconid (Hymenoptera). One mermithid (Nematoda) has also been observed. On the chrysalid of *Maruca*, three parasitoïds were identified, a sarcophagid (Diptera), a chalcidid, and an ichneumonid (both Hymenoptera).

In the different agro-ecosystems, various interactions occur between cowpea which is the main host plant of *Maruca*, other, secondary host-plants, the commensal insects of the pyralid and the entomophagous species. Certain effects are due to the proximity of cowpea with other hosts. They have been studied experimentally with intercrops of cowpea - *Lonchocarpus sericeus* (POIR) H.B.K.), cowpea - *Crotalaria retusa* (LINN), and cowpea - *Cajanus cajan* (L.) MILLSP.

Lonchocarpus is an indigenous non-crop leguminous tree. *Maruca* only infests this plant at the level of open flowers. The vicinity of this host-plant to cowpea can reduce the infestation level of *Maruca* on cowpea. The spatial distribution of *Maruca* larvae is negative binomial.

Crotalaria is a small leguminous bush, of no alimentary value to humans. It is a favourable host plant for *Maruca*, which lays numerous eggs on the flowers of this plant. Survival of the larvae is, however, reduced.

Cajanus is an erect leguminous bush of variable height, the seeds being used for human consumption. Intercropped with cowpea, *Cajanus* is a real trap-plant for insects. All vegetative organs which Maruca damages on cowpea are infested on *Cajanus* too.

Source : MNHN

Olfactometer studies under laboratory conditions with different vegetative organs of cowpea, collected in the field, showed that *Maruca* larvae are little attracted to odours of vegetative parts, while flowers are highly attractive. This confirms the results obtained in the field according to which infestations on flowers of cowpea are higher than those of other vegetative organs.

The presence of *Maruca* larvae and *Megalurothrips sjostedti* (TRYBOM) (Thysanoptera, Thripidae) in the flowers of cowpea was studied with 10 cowpea varieties. When *Maruca* larvae populations were high, those of *Megalurothrips* were low and inversely, indicating that the two co-existing species were in competition.

The coexistence of *Maruca* and *Cydia ptychora* MEYRICK (*Lepidoptera, Tortricidae*) in the pods was studied on two cowpea varieties. The highest combined infestation of both insects was found in the ripening pods (3rd development stage of pods). *Maruca* only infests the 1st, 2nd and 3rd stages of pods, while *Cydia* is restricted to the 3rd and 4th stages.

The impact of insecticides, which are commonly applied on cowpeas, on the insect complex was studied. Systemic insecticides and those which act by contact and ingestion were distinguished. The effect of these insecticides on the insect populations and grain yield at harvest were measured. It is concluded that with high doses of insecticides it is possible to maintain the pest at low levels and to multiply grain yield four-fold, in comparison with the unsprayed plots (control). But, insecticides sprayed under these conditions are highly noxious for the ecosystem and cause chronic and acute toxicity in animals and humans. In addition, insecticides are getting more and more expensive. The increase in yield therefore cannot justify the use of high doses of insecticides. Our attention was therefore concentrated on laboratory studies concerning the egg of the pyralid in view of finding a novel control method. A possible strategy would be to attack in the field the eggs with an ovicidal products preventing hatching. An experimentation was therefore carried out with two insecticides: Decis (deltamethrin) and Kinikini (Cyfluthrin + Malathion) applied on the eggs.

The study on evolution of embryonic development of *Maruca* is made in the first place This study therefore revealed 10 different embryonic stages in which only the stage 10 (end of larval differentiation) always escape the insecticide effects. All previous stages before stage 10 can then be killed by ovicides sprayed in the field.

Concerning the experiment realized on *Maruca* larvae under laboratory conditions, two insecticides have been evaluated: Decis which is a chemical product and *Bacillus thuringienis* BERLINER (Dipel 2X) which is a biological insecticide. Decis (deltamethrin) acts by contact and ingestion whereas *Bacillus* only kills by ingestion. This study led to understand that the necessary doses for both insecticides (létale dose 50) have been more little than those which are habitually used in the field according to the recommandations of the firms.

In the case of the experiment accomplished under field conditions using fertilizers N, P and K, results showed that the combined effects of these nutrients induced the increase of the larval populations of *Maruca* in the plant. From the doses of fertilizers spread in the soil, a fraction is absorbed by the cowpea plant. In this fraction, the phosphorus is soaked up with great difficulty by the cowpea plant whereas potassium and nitrogen are more easily assimilated; therefore, phosphorus is the factor which restricts the possibilities to maximise the larval populations of *Maruca* in cowpea plant. But, the outbreks observed in the different treatments because of the effects induced by nutrients N P K do not influence the grain yield as in the case of sprayed plots with insecticides in comparison with the unsprayed control whose grain yield is mainly influenced by the level of the larval populations. In the case of fertilizers, the grain yield variations according to the different treatments are confronted with two factors which act inversely: the increase of *Maruca* larvae populations (factor of grain yield decrease) and the effects of N P K fertilizers (factor of grain yield increase). So, It would be important to know the threshold of insect population level which is tolerable by the cowpea plant. In this way, the combination of insecticide effects and the fertilizer influences on the cowpea crop could be adequately exploited for the integrated pest management.

On the whole, various inferences drawn from the bioecological study of *Maruca* appeal to entomologists, zoologists, ecologists and all persons who have double regard on the environment protection and the increase of grain yield of cowpea crop. Many of these conclusions hitherto unknown therefore attempt to fill up the deficiency of data which are useful to rationalize all agro-ecosystem modellings with the view of two goals cited above. In this way, accurate informations and thorough knowledges are essential.

Different data obtained from the bioecology of *Maruca* have been arranged on trilogy systems in which the pyralid undergoes the effects from two different elements concerned by this study. Eight ecosystem trilogies which interpret the complexity of this work are therefore defined:

Maruca - abiotic factors - biotic factors Complex
Maruca - *Megalurothrips* - flowers Complex
Maruca - *Cydia* - pods Complex
Maruca - cowpea - *Lonchocarpus* Complex
Maruca - cowpea - *Crotalaria* Complex
Maruca - cowpea - *Cajanus* Complex
Maruca - insecticides - yield Complex
Maruca - fertilizers - yield Complex

Source : MNHN

Ecosystem management in good adequacy using these trilogy systems will permit to decuple (multiply by 10) the grain yield of cowpea in comparison with all performances obtained until now, in addition to a sustainable ecological protection. But, the ecosystems are growing more and more complex. Their components are unceasingly modifying from time to time. It is therefore necessary to ameliorate the acquired knowledges. For this reason, we have suggested some research proposals which could permit to improve the results obtained in the present work.

BACHEREAU Frédéric.– ***Effets de l'exclusion sélective du rayonnement solaire (visible et UV) de haute altitude sur la biochimie et la physiologie de divers modèles végétaux:*** **Pisum sativum** ***L. (pois cultivé),*** **Sedum album** ***L. (orpin blanc) et*** **Cetraria islandica** ***(L.) Ach. (lichen tricole).*** **Thèse de Doctorat présentée à l'Université Joseph Fourier Grenoble I, spécialité Biologie, soutenue le 5 décembre 1997. Jury: L.Kappen, Président; M.A.Letrouit, R.Bligny, rapporteurs; G.Marigo, J.P.Garrec, examinateurs; J.Asta, directeur.**

Mot-clés: photobiologie, altitude, filtre témoin, filtre UV-B, filtre UV-B&A, irrigation, *Pisum sativum*, *Sedum album*, *Cetraria islandica*, croissance, métabolisme CAM, photosynthèse, respiration, composés phénoliques, chlorophylles, caroténoïdes.

Ce travail s'inscrit dans le contexte des changements climatiques globaux. Suite à la diminution de l'ozone stratosphérique, l'augmentation des radiations UV-B au sol constitue une perturbation atmosphérique majeure qui suscite de nombreux travaux. En effet, les effets néfastes de ces radiations sur les animaux et les végétaux sont bien connus. Cependant, très peu de travaux ayant été réalisés dans des conditions écologiques réalistes, on appréhende difficilement quel pourrait être l'impact réel d'un niveau supérieur d'UVB sur les végétaux et les écosystèmes.

Une expérimentation de terrain, basée sur l'utilisation d'un système original de filtration sélective (FIG. 1) des principales composantes biologiques du spectre solaire (UV-B, UV-A et PAR) a été mise en place dans le Jardin Alpin du Col du Lautaret (Hautes-Alpes, France, 45°02 N, 6°24 E, 2058 m altitude). Ce site d'altitude, exposé au sud (adret) permet d'exposer les échantillons à une irradiation UV-B naturellement importante (environ +30 % par rapport au niveau de la mer). Le système de filtration sélective est composé de 4 filtres solaires, un filtre UV-B&A, un filtre UV-B, un filtre témoin et un filtre opaque. Grâce à la mise au point d'un logiciel, on a pu calculer les facteurs de filtration de chaque bande spectrale étudiée pour chacun des lots placés sous les filtres. Cette méthode in situ, qui respecte le niveau de lumière du Visible, permet de ne pas surestimer l'effet des UV en limitant les phénomènes de photoréactivation, inconvénient classique des expérimentations en serre et en laboratoire. De plus, ce dispositif original permet de différencier, in situ, l'effet des UV-A et des UV-B, ce qui évite encore de surestimer l'effet des UV-B par un effet possible des UV-A. L'alimentation hydrique a été assurée par un arrosage automatique. Chaque situation écologique a fait l'objet d'un contrôle microclimatique afin de vérifier l'homogénéité des conditions dans chaque cas. Trois modèles végétaux ont été étudiés.

Le Pois cultivé (*Pisum sativum* L.), de par sa croissance rapide, a servi à tester l'efficacité du système expérimental. La filtration des radiations UV-B&A durant une période d'exposition de 30 jours à 2000 m d'altitude, a induit chez des plantules de Pois, comparativement au lot témoin exposé, une augmentation de 40 à 55 %, variable selon l'organe considéré (parties foliacées, tige et pétioles), de la production de matière sèche épigée. La filtration différentielle de la bande UV-A a révélé pour la croissance de la tige, un rôle dominant de la filtration de cette bande (60 % contre 40 % pour la bande UV-B) dans l'explication de l'effet de la filtration de la bande UV-B&A.

L'analyse de l'antagonisme du métabolisme CAM et du métabolisme phénolique chez une Crassulacée, l'Orpin blanc (*Sedum album* L.), au moyen du système expérimental mis au point, a permis de démontrer l'influence à la fois des radiations du Visible et de la bande UV-B sur cet antagonisme. La filtration de la bande UV-B a entrainé une diminution de 28 % de la teneur en composés phénoliques totaux, cette diminution étant de 60 % pour la cyanidine-3-glucose, ainsi qu'une augmentation concomitante de 102 % de la teneur en malate.

L'étude d'un lot irrigué et exposé en adret du lichen terricole (*Cetraria islandica* (L.) Ach.), a permis de mettre en évidence une évolution de la teneur de deux familles de pigments au cours du cycle circadien. On a observé une augmentation de 50 % de la teneur en composés phénoliques totaux entre 6h00 et 17h00 heure solaire. On retrouve cette augmentation diurne, variant de +50 à +90 %, chez 7 des 10 composés phénoliques analysés, dont l'acide fumarprotocétrarique et la chloroatranorine. Ces augmentations, concomitantes d'une absence de variation des capacités photosynthétiques et respiratoires renforcent l'hypothèse du rôle de photoprotection de ces composés phénoliques et tendent à infirmer l'hypothèse de la stratégie poikilohydrique d'évitement des lichens. L'affaiblissement important de la capacité photosynthétique nette, lié à une teneur en chlorophylles a+b plus faible, des lots de *Cetraria islandica* sous le filtre témoin et sous le filtre UV-B, n'ont pas per-

Source : MNHN

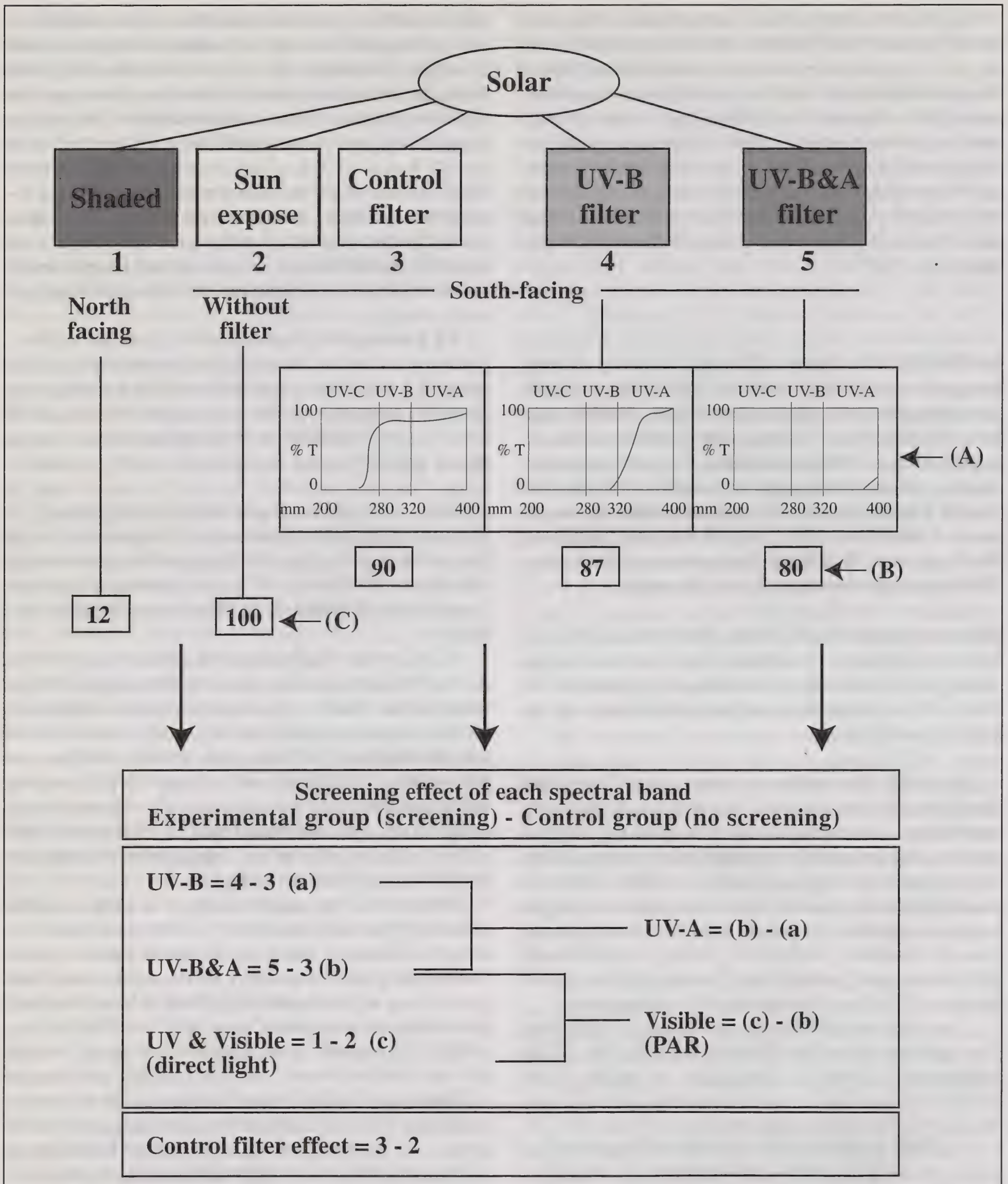


FIG. 1.– Structure du dispositif expérimental sélectives : (A) Transmittance UV entre 200 et nm; (B) Transmittance moyenne dans le visible 400 et 800 nm. A et B ont été mesurés spectrophotométrie UV-Vis; (C) Mesure insitu de l'irradiation totale journalière relative (% du maximum) entre 400 et 1 100 nm.

Source : MNHN

mis pour ce modèle végétal de discriminer l'action des UV-B de celle des UV-A. En outre, l'analyse de l'état initial des lots avant le traitement a révélé des différences importantes de teneurs de certains pigments entre certains lots, ce qui complique l'interprétation des données concernant l'effet de l'irrigation, l'effet de l'ombrage artificiel et l'effet de la filtration des UV-B&A sur la biochimie de ce lichen. Ainsi, si le modèle lichen présente des avantages indéniables pour ce type d'expérimentation, il comporte également des inconvénients qui nécessitent des précautions expérimentales supplémentaires.

TOUZARD Blaise.– ***Dynamique de la diversité végétale en milieu herbacé humide après abandon des pratiques culturales*** **(326 p.). Thèse d'Université soutenue le 15 septembre 1999 à l'Université de Rennes 1 (Laboratoire Écologie végétale, UMR CNRS 6553 "Eco - Bio", Complexe scientifique de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Jury : Jean-Claude GLOAGUEN (Prof. – Univ. Rennes 1), Président ; Claude AMOROS (Prof. - Univ. Lyon 1) et Didier ALARD (Prof.- Univ. Rouen), rapporteurs ; Serge MULLER (Prof - Univ. Metz) et Sandra LAVOREL (CR CNRS - CEFE Montpellier), Examinateurs ; Bernard CLEMENT (MdC - Univ. Rennes 1), Directeur de thèse.**

MOTS CLÉS : prairie, roselière, friche, communautés végétales, dynamique végétale, attributs vitaux, contraintes, macroperturbations, abandon cultural, microperturbations, banque de graines, pluie de graines, germinations, groupes fonctionnels, diversité spécifique.

En réponse aux changements des modes d'utilisation des terres résultant de la dynamique socio-économique, les friches sont devenues une composante importante des paysages européens. Ces communautés renferment une diversité biologique dont il est nécessaire de comprendre la dynamique pour appréhender les conséquences de ces modifications de régimes de perturbations anthropiques et naturelles. Ce travail s'intéresse aux mécanismes d'interactions entre diversité biologique et perturbations dans des communautés végétales herbacées issues d'un marais eutrophe de l'Ouest de la France (Redon). Ces zones humides sont constituées d'un ensemble de parcelles correspondant à différents stades successionnels. L'étude de la structure et de la dynamique de ces systèmes herbacés est abordée à l'échelle de la communauté végétale dans trois stations expérimentales (roselière, prairie, friche) se distinguant par leur mode d'exploitation et leur niveau initial de diversité.

La première partie concerne les relations entre dynamique végétale et attributs vitaux des espèces. Le premier chapitre est une approche phyto-écologique des communautés végétales qui conduit à l'identification de 5 groupements végétaux. Ces groupements sont discutés en relation avec les contraintes hydrodynamiques et les pratiques culturales. Les macroperturbations de type fauche et pâturage permettent un maintien des espèces prairiales associé à un niveau élevé de richesse et de diversité spécifiques. L'abandon cultural provoque une accumulation de litière qui diminue la richesse et la diversité spécifiques. La contrainte hydrodynamique, à l'origine de la structuration de 2 groupements, génère des niveaux de diversité spécifique faibles comparativement aux zones exploitées. Les chapitres II, III et IV analysent l'importance de trois attributs vitaux (pluie de graines, banque de graines du sol, caractéristiques germinatives des espèces) jugés potentiellement importants dans la recolonisation de communautés végétales perturbées et la dynamique de la diversité.

La seconde partie envisage les conséquences de microperturbations expérimentales in situ sur la dynamique de la diversité biologique. Elle appréhende la diversité sous le double aspect de la diversité fonctionnelle (Chapitre V) et spécifique (Chapitre VI). En terme de diversité fonctionnelle, les perturbations au printemps de la végétation et du sol favorisent le recrutement de groupes fonctionnels d'espèces équivalents (thérophytes, hémicryptophytes et hydrophytes) mais plus riches en espèces que ceux produits par les perturbations d'automne. Malgré tout, les effets des perturbations sont peu durables et dépendent du niveau de diversité et de l'âge successionnel du système perturbé. Ils s'estompent au bout d'un an dans la prairie, deux ans dans la friche et trois ans dans la roselière pour les perturbations printanières. La persistance dans le temps des effets des perturbations d'automne est d'un an dans les trois stations. En terme de diversité spécifique, les réponses dépendent de la nature, de la date, de l'intensité et de la localisation des perturbations. Ces résultats confirment le rôle des perturbations dans la dynamique de la diversité et en particulier dans le maintien de la diversité biologique. C'est la récurrence de perturbations, de nature diverse, à une diversité de dates et de localisation qui permet le maintien dans les communautés herbacées d'espèces à capacité compétitive réduite mais à forte capacité de colonisation. Le mécanisme de base de cette coexistence se rattache à la loterie compétitive. Il permet à la fois la coexistence entre groupes fonctionnels d'espèces et la coexistence des espèces à l'intérieur de ces groupes. Ces processus de loterie assurent le maintien à long terme de la diversité des espèces de stades successionnels antérieurs si un régime récurrent de perturbations (naturelles, fauche, pâturage) se maintient.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication
Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ? OUI ❐ NON ❐

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the title clearly reflect the content ? OUI ❐ NON ❐

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ❐ NON ❐

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ? OUI ❐ NON ❐

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ? OUI ❐ NON ❐

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ❐
moyen/*medium* ❐
élevé/*high* ❐

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ? OUI ❐ NON ❐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable ? OUI ❐ NON ❐

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concise enough ? OUI ❐ NON ❐

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ? OUI ❐ NON ❐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ? OUI ❐ NON ❐

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ? OUI ❐ NON ❐

Conclusions

● Article non publiable
The paper cannot be pubished ❐

● Publiable après révision majeure
The paper may be published after major revision ❐

● Publiable après révision mineure
The paper can be published after minor revision ❐

● Publiable en l'état
The paper can be published as it is ❐

Source : MNHN

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.
Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1999 à Écologie Vol. 30
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	560,00 F	11,76 F	571,76 F
CEE	560,00 F		560,00 F
ETRANGER hors CEE	595,00 F		595,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	504,00 F	10,58 F	514,58 F
CEE	504,00 F	10,58 F	514,58 F
ETRANGER hors CEE	535,50 F	11,25 F	546,75 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	504,00 F	10,58 F	514,58 F
CEE	504,00 F		504,00 F
ETRANGER hors CEE	535,50 F		535,50 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

Dr Patrick SILAN Revue ÉCOLOGIE
CNRS - Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète FRANCE
Tél. 33 (0) 4 67 46 33 94 ou 33 (0) 6 07 84 34 85
Télécopie (Fax) 33 (0) 4 67 46 33 99
(from abroad 33 4 67... or 33 6 07...)
mail to:silan.sfe@univ-montp2.fr

Société Française d'Écologie:
Http://www.univ-montp2.fr/~sfe-ecologie

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 30 - N° 3 —

Septembre 1999

SOMMAIRE

Bouxin, G.– Description de la végétation aquatique et du bord de l'eau dans le bassin hydrographique de la Molignée (Condroz, Belgique) par l'analyse multiscalaire des motifs **139**

Gourov, G., Godron M. & Loshchev, S.– Distribution des *Carabidae* et des *Silphidae* sur des transects forêt-prairie **165**

Gourov, G., Godron M. & Loshchev, S.– Distribution des larves de Coléopteres élatéridés du sol sur des transects forêt prairie de Sibérie **177**

Motamed, B. & Texier H.– Comportement du carbone organique dissous dans l'estuaire de la Seine (France), en crue et en étiage **187**

Essafi, M. & Chergui, H.– Processus de dégradation et toxicité des feuilles d'*Eucalyptus camaldulensis* au maroc **197**

Résumés de thèses **207**

CONTENTS

Bouxin, G.– Description of water and bank vegetation in the Molignée catchment (Condroz, Belgium) using multi-scaled pattern analysis **139**

Gourov, G., Godron M. & Loshchev, S.– Overlap in distribution of forest and meadow insect species in mesoecotones. I. Epigeic beetle assemblages (*coleoptera: carabidae, silphidae*) **165**

Gourov, G., Godron M. & Loshchev, S.– Overlap in distribution of forest and meadow insect species in mesoecotones. II. Assemblages of soil-inhabiting wireworms (*coleoptera: elateridae*)* **177**

Motamed, B. & Texier H.– Behaviour of dissolved organic carbon during flood and low water period in the macrotidal Seine estuary. France **187**

Essafi, M. & Chergui, H.– Litter breakdown and toxicity of *Eucalyptus camaldulensis* leaves in Morocco **197**

Thesis reviews **207**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, Pascal et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN